INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
BIBLIOTHÈQUE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

# annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10. N° 2

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

0 (2) 149-316 (1978)

AZEA10.2

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

---

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.

---

**Rédaction des Annales**

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

***Annales agronomiques.***

— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

***Annales de l'Amélioration des Plantes.***

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

***Annales de Phytopathologie.***

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

***Annales de Zoologie - Écologie animale.***

— B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie,

***Annales de Zootechnie.***

— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

***Annales de Technologie agricole.***

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

***Annales des Sciences forestières.***

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

***Annales de Génétique et de Sélection animale.***

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

***Apidologie*** (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux 91440 Bures-sur-Yvette.

***Annales de Recherches vétérinaires.***

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès. Champanelle, 63110 Beaumont.

***Annales d'Hydrobiologie.***

— J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

***Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.*** Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie. Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

**ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION**

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTERE DE L'AGRICULTURE

# annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 149-169.

# Abondance saisonnière, distribution et déplacement des populations du thrips de la rouille de la banane *Chaetanaphothrips orchidii* (MOULTON) (Thysanoptera, Thripidae) aux Antilles Françaises

P. DELATTRE et J. P. TORREGROSSA

*Station de Zoologie, Centre de Recherches des Antilles et de la Guadeloupe, I.N.R..A, Domaine Duclos 97170 Petit Bourg, Guadeloupe*

## Résumé

La connaissance de la biologie du thrips et des caractéristiques écologiques des populations qu'il développe au sein des bananeraies constitue la base nécessaire à la mise en œuvre d'une méthode de lutte efficace.

Les études réalisées dans plusieurs parcelles de la zone bananière de la Guadeloupe nous ont fourni des données relatives à la distribution des populations au niveau du régime et au niveau des parcelles, au mode de déplacement des adultes et de colonisation des régimes de banane et à la dynamique des populations larvaires et adultes. Des informations concernant les possibilités de développement sur diverses plantes hôtes et l'influence des ennemis naturels ont complété ces données.

La compréhension des phénomènes ainsi observés, suivant les concepts inspirés des méthodes de lutte intégrée, permet d'augmenter l'efficacité de la lutte contre ce thrips.

## Introduction

L'apparition aux Antilles Françaises du thrips de la rouille de la banane *Chaetanaphothrips orchidii* (Moulton) (1) paraît récente. Les premières observations relatives à cette espèce furent effectuées en Guadeloupe en juillet 1968 (Champion, Monnet, 1971) et vers la même époque en Martinique. Nous avons confirmé l'identité de cette espèce dès 1973 (détermination par M. Bournier). Cet insecte semble être à présent répandu en Asie (Ceylan), Australie, Afrique, Amérique du Sud, Amérique Centrale et probablement en Floride (Lewis, 1973).

Quatre espèces de thrips au moins peuvent être tenues responsables de dommages analogues. La mise au point de Yust (1959) à ce sujet permet cependant une distinction aisée. Aux Antilles Françaises il y a lieu de distinguer les attaques attribuables au thrips de la fleur *Frankliniella parvula* et celles de *C. orchidii* ainsi que celles de *Hercinothrips femoralis* (O.M.R.) en Martinique, très récemment déterminée par

(1) Il est très vraisemblable que deux autres espèces du même genre *C. signipennis* (Bag.) et *C. clarus* (Moulton) signalées aussi comme nuisibles aux bananes sont des synonymes de *C. orchidii* (Moulton) (A. Bournier 1977 *in litteris*).

Bournier (1977) et responsable de dégâts sur les doigts. Seules les attaques de *C. orchidii* sont actuellement préjudiciables aux récoltes. Dans la zone bananière de la Guadeloupe (6 000 ha répartis essentiellement sur la côte au vent de la Basse-Terre) les pullulations de thrips sont sporadiques et affectent irrégulièrement les plantations sauf en quelques secteurs localisés où elles se renouvellent chaque année. Les dégâts imputables à *C. orchidii* sont à l'origine de pertes évaluées à 10 p. 100 de la production annuelle de la Guadeloupe (estimations du Service Agrotechnique de la SICA-ASSOBAG de la Basse-Terre pour l'année 1973). Suivant l'importance de l'attaque, la sélection des fruits touchés est effectuée par le planteur au moment du conditionnement des fruits ou avant leur expédition vers l'Europe. L'évolution de ces dégâts au cours de la maturation des fruits est soupçonnée néfaste à leur conservation et la réglementation des contrôles effectués avant leur embarquement argue de cette hypothèse pour écarter les bananes « rouillées » qui sont ainsi fortement dépréciées. Les « refus » occasionnés sont suffisants : ils atteignaient en 1973 près de 80 p. 100 de la production de Sainte-Lucie, île proche de la Guadeloupe, d'après les estimations de la Winban (Léonce 1974), pour susciter une étude de l'écologie de cet insecte encore peu connue et définir une méthode de prévision des attaques, voire de protection des fruits.

## Matériel et méthodes

Une partie des observations a été effectuée dans les conditions climatiques de la côte sous le vent de la Basse-Terre (Guadeloupe) à Vieux-Habitants. L'essentiel des études concernant la dynamique des populations a été réalisé sur la côte au vent de cette même île dans plusieurs plantations de type industriel situées près de Capesterre en zone côtière. Quelques expérimentations ont été conduites dans diverses plantations où des attaques importantes nous étaient signalées. Dans tous les cas il s'agissait de bananeraies plantées en variété « Poyo » dont la densité de plantation n'excédait pas deux mille deux cents plants à l'hectare et dont l'âge était suffisant pour permettre des observations continues des régimes.

Quatre méthodes d'échantillonnage différentes ont été appliquées. Nous avons retenu pour l'estimation des populations la méthode dite de contrôle visuel qui fournit les résultats les plus rapidement exploitables et offre des avantages déjà discutés dans un article précédent (Delattre-Torregrossa, 1975). Trois autres méthodes expérimentées au cours de la période préliminaire ont été utilisées pour des études plus particulières, telles celles de comportement et de migration de l'insecte par piégeage attractif au moyen de plaques colorées et engluées, celles de l'entomofaune associée par lessivage des régimes et celles de la détermination des plantes hôtes éventuelles au moyen de l'extracteur de Berlèse. Enfin, des fauchages furent effectués dans les adventices, de façon à observer l'évolution des populations des thrips étudiés dans cette strate.

Au laboratoire, l'infestation, par quelques femelles de *C. orchidii*, de cultures de *Vigna* sp. entretenues en atmosphère confinée permet des observations plus précises relatives au cycle évolutif, à la nature des dégâts ou à l'influence de facteurs divers. Les possibilités apportées par la mise au point de cette méthode d'élevage n'ont jusqu'à présent pas été exploitées entièrement, en raison de sa réalisation tardive.

## Résultats

### A. — *Cycle évolutif et dynamique des populations*

1. — *Cycle évolutif.*

a) *Durées de développement.*

Dans les conditions climatiques des Antilles Françaises, il n'est pas constaté d'arrêt dans le cycle évolutif de *C. orchidii* et les colonies formées par les stades larvaires et les adultes de cet insecte sont susceptibles d'être observées à tout moment de l'année, dans les différentes strates des formations végétales qui les abritent.

Les caractéristiques biologiques et les durées de développement de chacun des stades de l'insecte ont suscité une attention particulière de la part de Girault (1925) dont nous reportons, pour mémoire, l'essentiel des résultats acquis à partir d'élevages effectués sur bananes isolées (fig. 1).

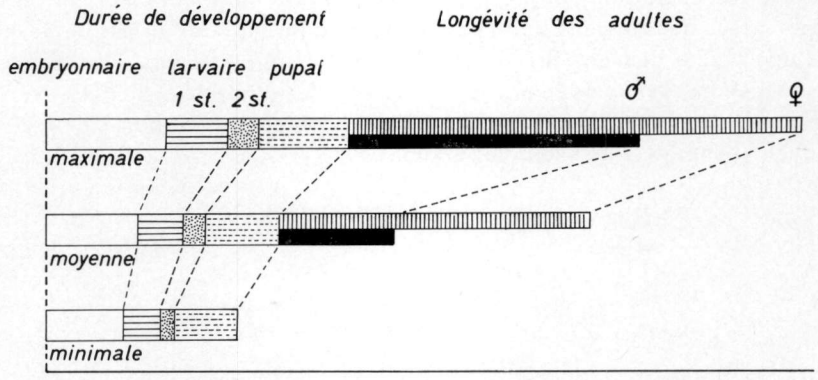



FIG. 1. — *Durée de développement des stades larvaires et longévité des adultes de* C. signipennis (d'après des données de Girault, 1925).

Les résultats des observations effectuées sur les stades visibles de l'insecte élevé sur *Vigna* au laboratoire s'approchent des moyennes observées par Girault.

La durée de développement embryonnaire est particulièrement longue proportionnellement à celle des autres stades.

b) *Sites d'oviposition.*

Dans la nature, les pontes sont insérées dans les tissus frais de tous les organes aériens de la plante, comme le prouve la présence de jeunes larves sur toutes les parties ombragées du pseudotronc, des fruits et des zones en contact avec d'autres surfaces (feuilles enroulées, fruits voisins...). Le choix et la situation des sites d'oviposition aux zones ainsi protégées s'expliquent par un phototactisme négatif chez l'adulte. Chez les larves, ce phototactisme est moins prononcé et Caldwell remarque la présence de larves se déplaçant à l'extérieur de ces sites privilégiés jusque sur la face supérieure des feuilles du bananier. Ce comportement est d'ailleurs couramment

observé dans nos élevages où la majeure partie des larves se distribue sur la face supérieure des feuilles de part et d'autre des nervures principales tandis que l'adulte, difficilement visible, reste à l'abri des gaines foliaires et des bractées. Le rôle du thigmotactisme sur le comportement de l'insecte semble également déterminant.

*Sex ratio et parthénogenèse.*

L'existence d'un mode de reproduction parthénogénétique est signalée par Girault dès 1925 et confirmée par Caldwell (1938) chez des populations normalement sexuées. Les données de Girault concernant la sex ratio varient de 0,13 à 0,44, celles de Cadwell de 0,13 à 0,5 ; les mâles étant plus fréquents sur le pseudotronc que sur les fruits.

Nous n'avons pas capturé de mâles au cours de nos observations effectuées en Guadeloupe où l'espèce, en apparence, se reproduit uniquement par parthénogénèse de type thélytoque.

*Préférence alimentaire.*

Les stades larvaires et adultes du thrips évoluent à différents niveaux des strates végétales et se dispersent sur de nombreuses plantes adventices ou cultivées. Leur présence et leur densité dans une strate végétale ou à un stade précis de développement d'une plante peuvent être en relation avec leur préférence alimentaire mais peuvent dépendre, au moins en partie, d'un aspect de leur cycle évolutif (les variations de densité de population par exemple) ou d'un comportement particulier et transitoire (phénomènes de migration, de survie...).

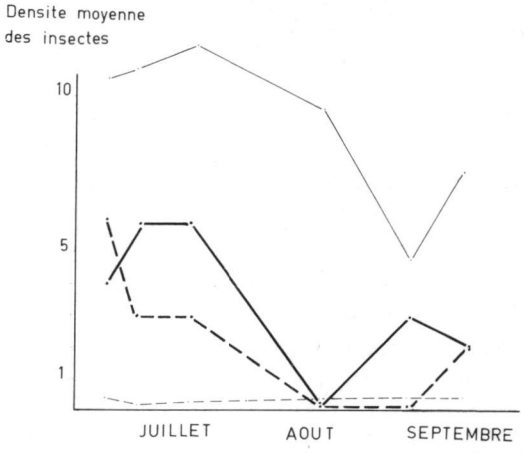
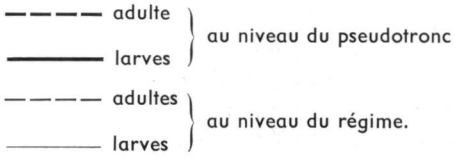



FIG. 2. — *Comparaison des densités de populations larvaires et adultes observées au niveau des pseudotroncs de jeunes bananiers et au niveau des régimes* (échantillonnage effectué à l'aide de l'extracteur de Berlèse).



Les colonies les plus importantes sont dénombrées sur les bananiers les plus âgés (c'est-à-dire ceux ayant jeté leur régime) et sur ceux-ci au niveau du régime. Quelques colonies sont observées sur le pseudotronc mais plutôt dans les gaines des feuilles donc assez haut sur le bananier et près du régime. Les très jeunes bananiers n'abritent que quelques rares colonies (fig. 2), et seulement lorsque les densités de populations observées au niveau des régimes voisins sont fortes. La proportion de populations larvaires et adultes est faible dans le cas de ces jeunes bananiers ; ceux-ci semblent donc peu favorables au développement du thrips.

Les plantes adventices constituent, par contre, un réservoir potentiel considérable de thrips. Les stades larvaires et adultes s'y trouvent en abondance et en proportions souvent proches de celles observées sur les régimes, indiquant des possibilités de développement à ce niveau qui sont confirmées par ailleurs au laboratoire et sont à l'origine de la mise au point de la méthode d'élevage de cet insecte sur *Vigna* sp.

Les principales plantes-hôtes sur lesquelles des larves et des adultes de *C. orchidii* ont été identifiées ou élevées en Guadeloupe sont : *Paspalum paniculatum* L., *Bracharia purpurescens* (Raddi) Hems. (Graminées) *Torilinium ferax* (L. C., Rich) Urb. (Cypéracées), *Ageratum conysoides* L., *Bidens pilosa* L., *Sonchus oleraceus* L. (Composées), *Croton lobatus* L. (Euphorbiacées), *Ipomea tiliacea* (Willd.) Choisy (Convolvulacées), *Commelina erecta* L. (Commelinacées), *Portulaca oleracea* L. (Portulacacées). Cette liste n'est pas limitative et indique l'éclectisme de cet insecte.

Des adventices telles que *Commelina* sp. et *Brachiara purpurescens* sont très répandues (souvent dominantes en bananeraies) et abritent des populations importantes. Les observations effectuées sur *Commelina* sp. en août 1975 à Moulin à Eau (tabl. 1) montrent que les populations adultes peuvent augmenter brutalement à ce niveau (observations du 29 août) et sont donc susceptibles de jouer un rôle actif dans les phénomènes de dispersion de ce thrips.

TABLEAU 1

*Dénombrement par contrôle visuel des populations de* C. orchidii *sur les adventices* « Commelina *sp.* »

| Epoque de contrôle | Nombre de plantes observées | Nombre de thrips observés | | Nombre et p. 100 de plantes colonisées | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | larves | adultes | nombre | p. 100 |
| 13/8 | 50 | 13 | 1 | 8 | 16 |
| 19/8 | 50 | 8 | 0 | 4 | 8 |
| 26/8 | 100 | 10 | 1 | 7 | 7 |
| 29/8 | 240 | 36 | 42 | 52 | 22 |

La durée de vie sans alimentation est très brève chez cet insecte (quelques heures) et le caractère polyphage du thrips assure, sans aucun doute, un taux de survie plus important lors des périodes de déplacement des adultes.

2. — *Distribution spatiale.*

a) *Au niveau de la parcelle.*

Les populations de thrips se répartissent dans l'ensemble d'une parcelle à différents niveaux et des échanges continus de population se réalisent entre ces niveaux. Ainsi, les larves des colonies abritées dans les régimes se nymphosent sous les adventices au pourtour des bananiers et les adultes se trouvant sur ces adventices peuvent se déplacer dans les différentes strates végétales. Seules nous intéressent en fait les populations qui colonisent activement le régime, s'y développent et réalisent des dégâts effectifs. Aussi, lors de la mise au point des méthodes d'échantillonnage (Delattre Torregrossa, 1975) n'avons nous considéré comme unité d'échantillonnage que le régime et les populations qui l'ont colonisé et parmi ces populations seuls les stades larvaires ont été dénombrés, la variabilité et la faiblesse des effectifs des populations adultes étant sans relation avec l'évolution des dégâts observés.

Dans ces conditions, nous observons que dans une parcelle la distribution des populations larvaires dénombrées sur les régimes correspond à une distribution au hasard (observations réalisées lors de la mise au point de la méthode d'échantillonnage : Delattre-Torregrossa, 1975). Ceci s'explique partiellement par l'homogénéité et la pérennité du milieu et permet d'effectuer un échantillonnage représentatif avec un nombre d'observations réduit (fig. 3) pour des densités faibles à fortes de l'insecte.

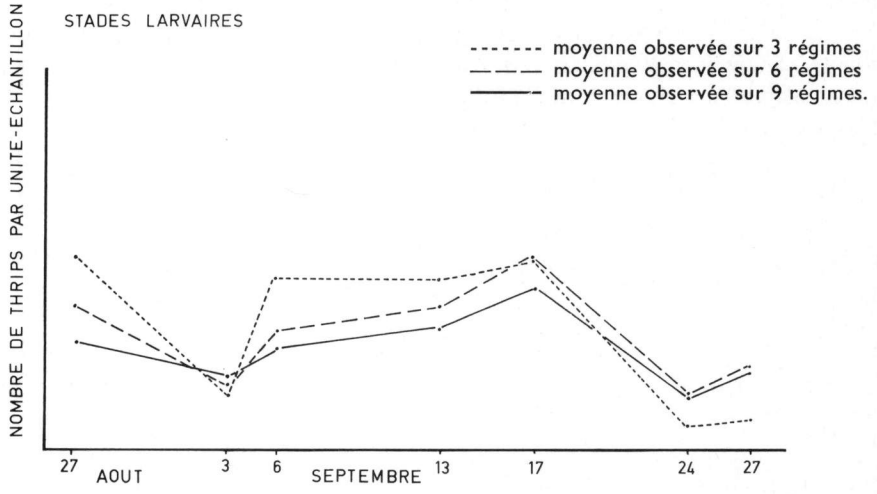



FIG. 3. — *Estimation de l'hétérogénéité de la distribution spatiale de* C. signipennis *au niveau d'une parcelle par comparaison des densités numériques de populations observées à partir d'échantillons de volume croissant.*

b) *Au niveau du bananier.*

La colonisation des bananiers s'effectue dès leur plus jeune âge, cependant à ce stade les colonies, essentiellement localisées dans les gaines des feuilles, se développent peu. L'extracteur de Berlèse permet de mettre en évidence des différences de répartition au niveau du pseudotronc et dans ce cas les zones les plus basses sont les

plus faiblement colonisées (tabl. 2). Les densités de populations y sont toujours nettement inférieures à celles observées dans le régime qui est la formation végétale la plus colonisée. Il est rare d'observer des insectes sur les parties de la plante ne présentant pas d'abris naturels (limbes des feuilles, hampe florale) et jamais sur le rhizome souterrain.

TABLEAU 2

*Répartition de C. orchidii à différents niveaux des pseudotroncs et comparaison avec les densités de population dans des régimes en utilisant la même méthode d'échantillonnage*

| Niveau des observations | Pseudotronc | | | Régime |
|---|---|---|---|---|
| | 1/3 inférieur | 1/3 moyen | 1/3 supérieur | moyenne des 3 niveaux |
| Adultes ..... | 1 | 6 | 7 | 12 |
| Larves ..... | 3 | 11 | 7 | 209 |

Pseudotronc : effectifs des populations sur des tronçons de 30 cm de longueur.
Régime : effectifs des populations sur 6 mains de 15 doigts.

c) *Au niveau du régime.*

La répartition des thrips dans cet organe est d'un intérêt particulier puisque le régime constitue l'unité-échantillon considérée au cours de notre étude. La colonisation s'effectue à partir des grades (calibre des doigts) de 20 à 21,5 mm. Les variations de densité de population, tant adultes que larvaires, sont ensuite constatées en fonction de l'âge du régime avec une augmentation de densité sensiblement parallèle au vieillissement de celui-ci (Delattre-Torregrossa, 1975). Des variations sont également observées dans un même régime ; le 1/3 supérieur (près de la hampe florale) présentant constamment les densités les plus fortes (fig. 4) ainsi que les colonies les plus importantes du régime (tabl. 3).

TABLEAU 3

| | Partie du régime | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1/3 inférieur | | 1/3 moyen | | 1/3 supérieur | |
| Effectif de colonies | Nombre de colonies | Nombre d'individus | Nombre de colonies | Nombre d'individus | Nombre de colonies | Nombre d'individus |
| — 10 individus ..... | | 352 | | 578 | | 777 |
| de 10 à 20 individus . | 26 | 326 | 20 | 262 | 46 | 636 |
| de 20 à 50 individus . | 5 | 140 | 14 | 430 | 27 | 910 |
| + de 50 individus.... | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 203 |

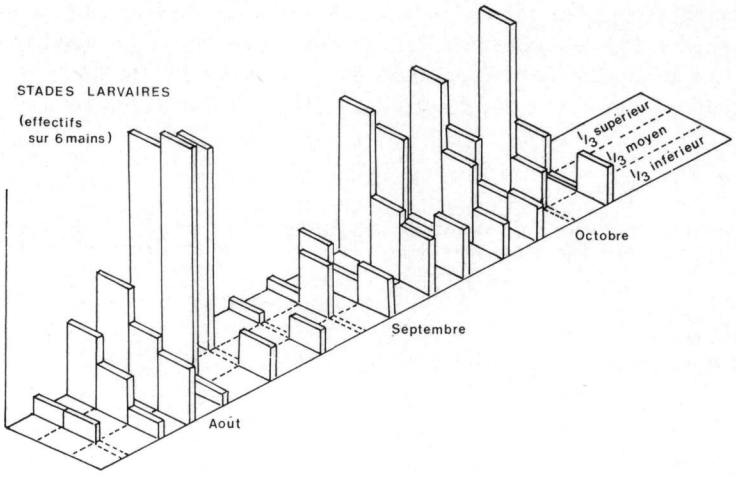



FIG. 4 *a*.

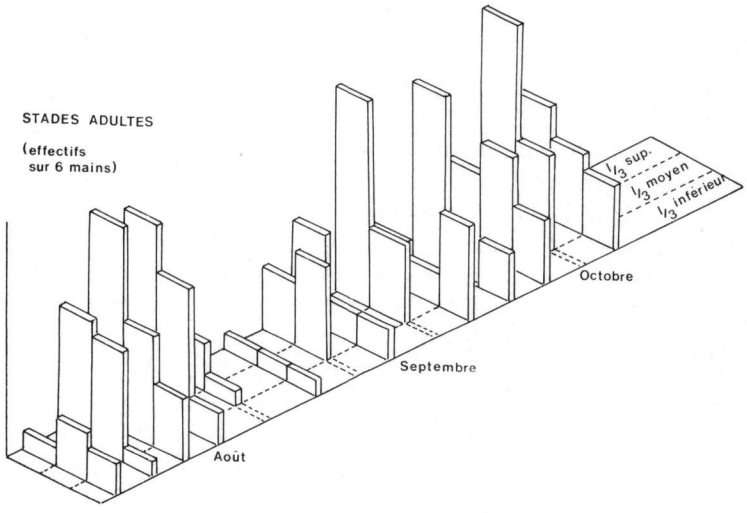



FIG. 4 *b*.

FIG. 4. — *Distribution des populations du thrips de la rouille aux différents niveaux du régime.*

3. — *Déplacements et migrations.*

Les populations de thrips étant dispersées dans tous les étages de la bananeraie, nous avons étudié le mode de colonisation des régimes au sein de la parcelle et la dispersion des thrips à l'extérieur des parcelles.

a) *Au sein de la parcelle.*

Les observations précédentes nous permettent de supposer que le déplacement des thrips peut s'opérer, soit à partir des populations développées dans les strates herba-

cées et dans ce cas l'accès au régime s'effectue par migration en vol des adultes, soit à partir des populations installées précocement sur le pseudotronc et dans ce deuxième cas, la colonisation du régime a lieu par migration au niveau de la hampe florale ou au niveau d'organes reliant le pseudotronc au régime (feuilles cassées, plantes grimpantes...). Cette dernière forme de colonisation est d'autant plus prévisible que les populations à ce niveau sont, dans une proportion importante, constituées d'adultes plus aptes que les larves à de courts déplacements.

De façon à évaluer la part respective de chacun de ces modes de contamination, nous avons isolé quelques régimes en interposant sur la hampe florale un anneau de glue suffisamment large pour que les adultes ne puissent le franchir, ni en marchant, ni en sautant. Cette opération effectuée immédiatement après la « jetée » de la fleur (grade 16 à 18 des doigts) a précédé l'époque de colonisation normale du régime. Le dénombrement des populations de thrips fut commencé sur ces régimes un mois plus tard et poursuivi durant 6 semaines. Un échantillonnage fut réalisé parallèlement sur des régimes voisins non englués (fig. 5). Les moyennes des grades des

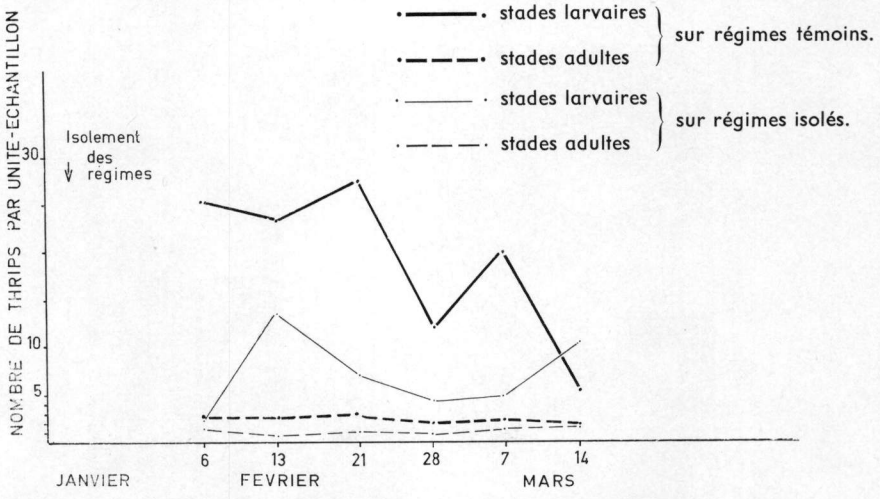



FIG. 5. — *Comparaison des populations larvaires et adultes de régimes isolés du pseudotronc par un anneau de glue placé sur la hampe florale.*

régimes dans ces deux lots sont suffisamment voisines pour que les valeurs des densités moyennes de populations puissent être comparées sans faire intervenir de correction. Les densités dans les régimes englués sont constamment inférieures à celles des régimes non englués, en dépit d'inévitables chutes de feuilles vers les régimes qui ont pu contribuer à faciliter le passage des thrips. Les pourcentages des échantillons sans aucun thrips dans les trois cas suivants : régimes non englués, englués avec et sans contacts extérieurs, sont respectivement de 21 p. 100, 29 p. 100 et 44 p. 100 et constituent une indication supplémentaire qui nous permet de conclure à la réalité d'un déplacement d'une partie des populations du pseudotronc vers le régime par la hampe florale. La colonisation partielle des régimes englués, restés totalement isolés des

populations du pseudotronc, ne peut s'expliquer que par des déplacements au vol d'insectes en provenance soit du pseudotronc, soit des adventices de la bananeraie.

Une deuxième série d'expériences fut mise en œuvre de façon à observer l'ampleur de ce deuxième type de déplacement ainsi que sa fréquence. Nous avons utilisé pour cette démonstration la méthode de piégeage sur plaquettes de verre engluées (fig. 6) de dimensions 6 × 20 cm, fixées sur les deux faces de plaquettes de bois colorées. Les premiers essais furent effectués à Capesterre (mars, avril, mai 1974) à l'aide de quatre séries de cinq pièges différemment colorés (jaune, blanc, vert, noir, rouge), disposés en quatre rangées distantes de 5 m et suspendus à 1,20 m au-dessus du niveau du sol. Durant cette expérience la densité des populations est restée très faible dans cette région (moyenne inférieure à cinq thrips par unité-échantillon), et aucune capture ne fut notée dans les pièges laissés en place durant ces 3 mois et relevés chaque semaine.

L'essai fut renouvelé au mois de juin en conservant la même méthodologie, au sein d'une bananeraie située à Vieux-Habitants où les densités des populations de thrips évaluées par contrôle visuel ont varié pendant l'essai de 5 à 20 (soit des densités faibles à moyennes).

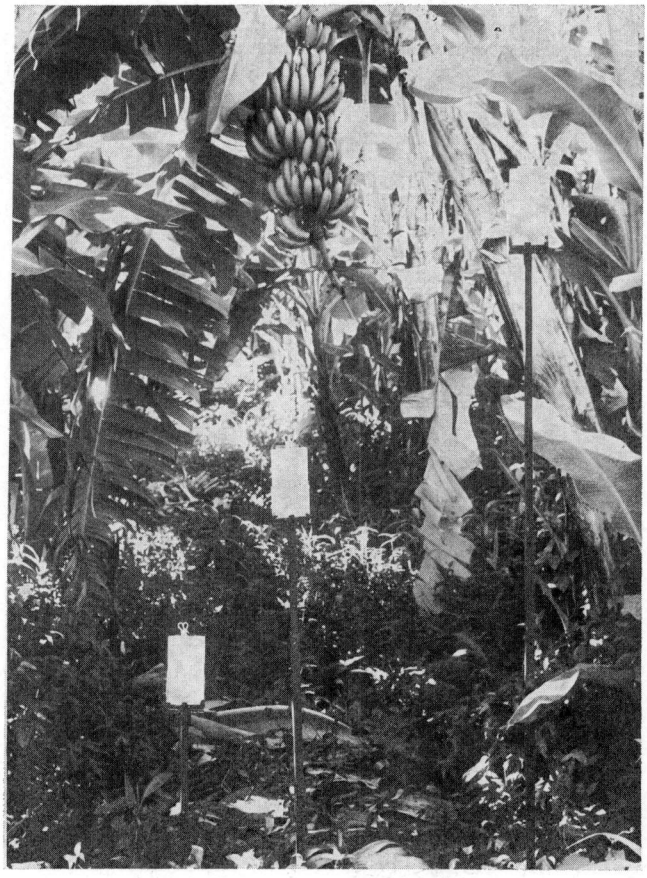


FIG. 6*a*.

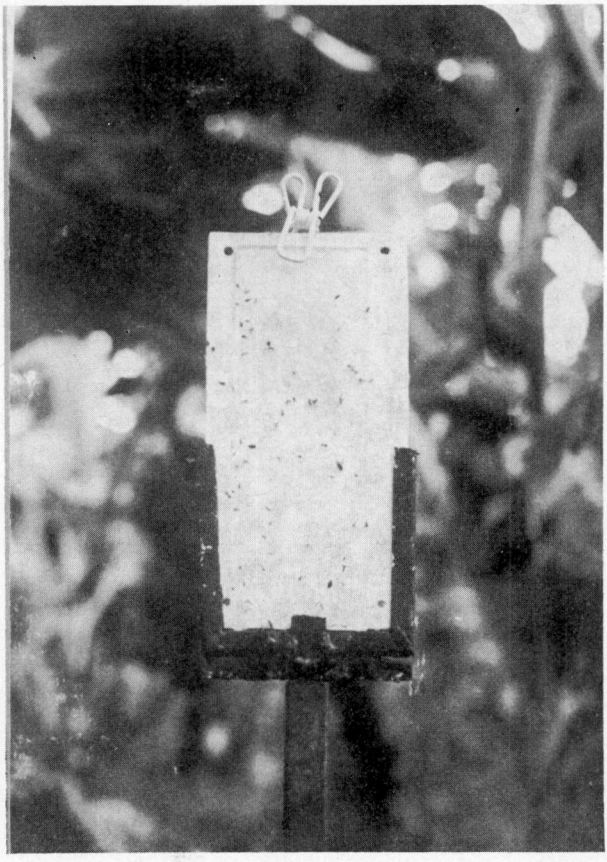


FIG. 6*b*.

FIG. 6*a* et *b*. — *Pièges à glue.*

TABLEAU 4

*Comparaison de l'attractivité des couleurs utilisées sur plaquettes engluées*

| Epoque de piégeage | Nombre de captures pour chacune des couleurs utilisées | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Jaune | Blanc | Rouge | Vert | Noir |
| 21/6 au 25/6 ..... | 2 | 2 | 2 | 0 | 1 |
| 5/7 au 12/7 ..... | 2 | 4 | 0 | 3 | 0 |
| 12/7 au 23/7 ..... | 2 | 7 | 0 | 2 | 2 |
| Nombre total de captures | 6 | 13 | 2 | 5 | 3 |

Quelques captures furent enregistrées dès la première semaine. Leur nombre est cependant demeuré faible pendant les mois de juin, juillet et août 1974 (fig. 7). L'étude de l'attractivité préférentielle des couleurs reste de ce fait peu démonstrative (tabl. 4). La couleur blanche paraît cependant être la plus attractive et a été utilisée au cours des expérimentations suivantes. Peu de renseignements supplémentaires ont été apportés ensuite par cette technique de piégeage du fait du faible nombre de captures.

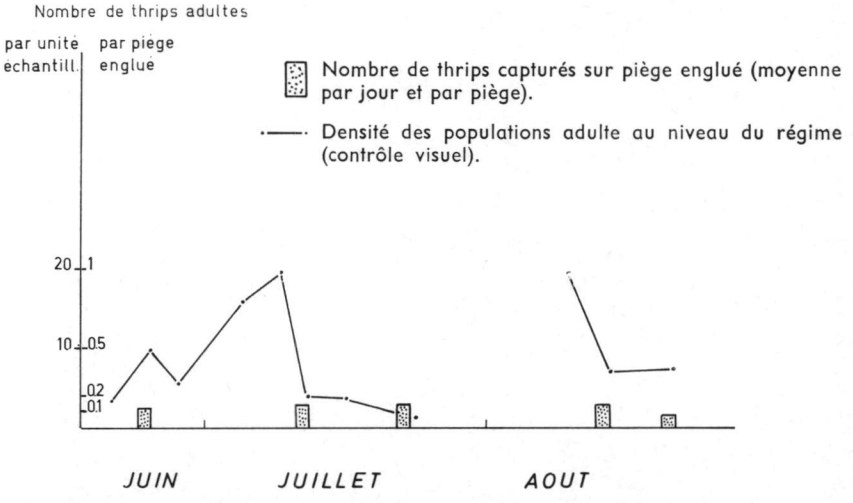



FIG. 7. — *Résultats de piégeages effectués à l'aide de plaquettes engluées placées à* 1,20 m *au-dessus du sol*.

Une seule observation effectuée à Capesterre présente un caractère démonstratif intéressant. Cette observation a en effet coïncidé avec un traitement herbicide des adventices de la bananeraie qui s'est accompagné d'un accroissement temporaire du taux journalier de captures par piégeage englué. Les taux de captures (nombre de thrips par journée-piège) à 1,20 m au-dessus du niveau du sol ont atteint les valeurs de 0,57 et 1,25 alors qu'avant cette date et par cette même méthode ils oscillaient entre 0,08 et 0,15 (fig. 8). La disparition brutale du couvert végétal constitue donc un facteur appréciable de dispersion des populations de thrips. A cette époque, des piégeages à trois hauteurs différentes (0,60 m, 1,20 m et 1,80 m), ont montré que les taux de captures diffèrent significativement suivant la hauteur de piégeage et que le nombre des captures à 1,80 m est encore suffisant pour permettre une colonisation active des régimes à partir des populations développées sur les adventices (la moyenne des captures à cette hauteur pendant 18 jours de piégeage est de 5,75 thrips par piège). Etant donné les résultats précédents relatifs à la fécondité des adultes et à leur proportion au sein des populations sur les régimes, ces chiffres permettent d'expliquer les brusques pullulations de thrips à ce niveau et soulignent l'importance des populations de la strate herbacée.

Les premières observations ponctuelles relatives à la distribution du thrips au sein de la parcelle nous ont conduit à conclure à la distribution au hasard des populations. Des variations de densité de ces populations sont cependant fréquentes et

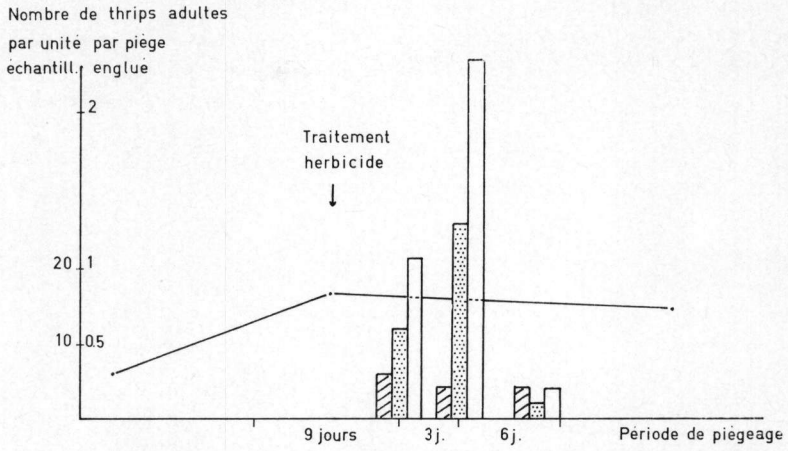



FIG. 8. — *Résultats de piégeages effectués à l'aide de plaquettes engluées quelques jours après l'application d'un traitement herbicide.*

Nombre de thrips capturés sur piège englué (moyenne par jour et par piège)

A 1,80 m au-dessus du niveau du sol ;

A 1,20 m au-dessus du niveau du sol ;

A 0,60 m au-dessus du niveau du sol ;

Densité des populations adultes au niveau du régime (contrôle visuel).

peuvent se traduire par des modifications de leur distribution. Les valeurs de l'indice d'agrégation dispersion (indice K de la loi binomiale négative) calculé à partir d'échantillons de tailles identiques, permettent de mesurer le degré de dispersion de l'espèce à différents moments du cycle de l'insecte ou à différentes époques de l'année et donc d'enregistrer ces modifications. Leur analyse montre que les valeurs successives de K varient chez les populations larvaires et adultes observées (fig. 9).

Des informations concernant le type de distribution nous sont ainsi fournies. L'évolution de cet indice traduit en effet des variations correspondantes du type de distribution. Chez les larves, l'évolution de l'indice K est dépendant de la densité des populations d'après le parallélisme des courbes la figurant. Chez les adultes, l'évolution de K est plus indépendante de la densité des populations et dépend d'autres phénomènes en rapport avec un comportement particulier de l'adulte. Les variations de K ont l'intérêt dans ce cas de préciser les époques de la dispersion des adultes dans la mesure où l'on admet qu'une distribution devenant plus régulière correspond à une époque de dispersion des insectes. Pour définir les facteurs de déclenchement de cette dispersion, nous avons cherché les relations entre les variations les plus nettes de ce coefficient K à certaines époques et les facteurs climatiques du moment.

A Moulin-à-Eau, à deux époques au moins (mai-juin et septembre 1975) la valeur de l'indice K suggère une dispersion des adultes. La première époque correspond à une reprise des précipitations et à la fin de la saison sèche printanière, la seconde

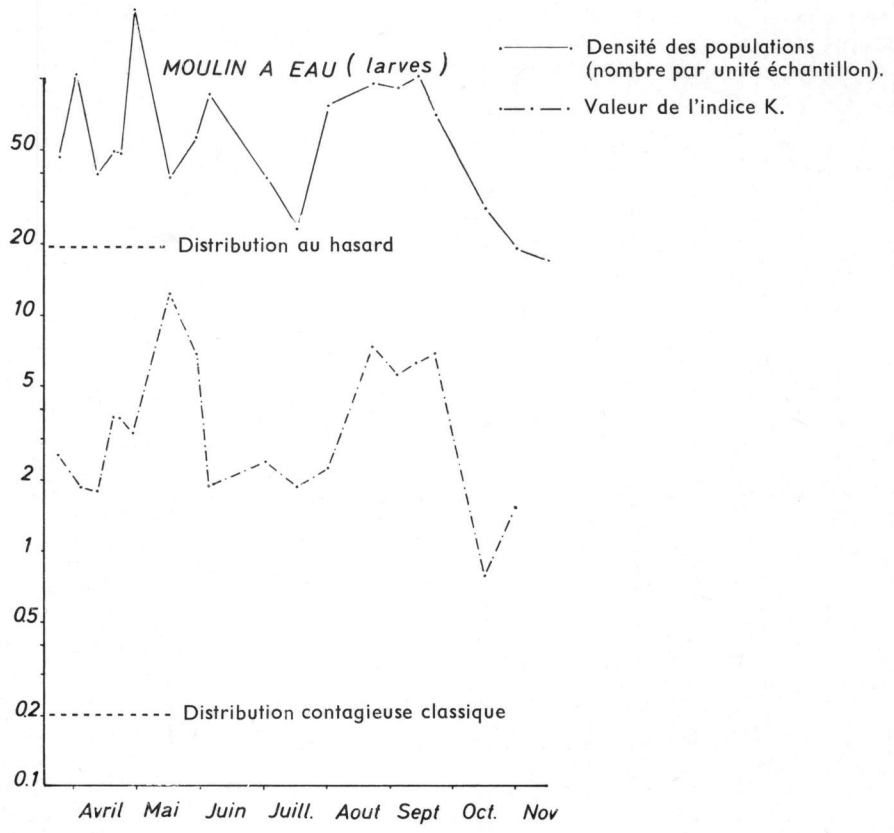



FIG. 9. — *Evolution comparée des densités numériques de populations de Thrips et de l'indice de dispersion* (coefficient K de la loi binomiale négative).

époque est celle du début de la période de précipitations automnales qui s'intensifient jusqu'en novembre.

A l'Ilet-Pérou, les valeurs les plus élevées de K (en décembre) coïncident également avec les plus fortes précipitations et à Vieux-Habitants les périodes de grande dispersion du thrips (fin août et mi-septembre) correspondent de même à des époques de reprises de pluies.

Des relations entre la dispersion des thrips et le régime des pluies existent donc, mais l'interprétation précise de ce phénomène est délicate, car des informations complémentaires, concernant notamment les facteurs agronomiques, que nous n'avons pu appréhender au cours de notre étude, seraient indispensables pour conclure.

4. — *Fluctuations de populations.*

Les conditions climatiques permettent une succession continue des générations de thrips dans les régimes au cours de l'année. Les densités numériques des populations larvaires et adultes subissent cependant de grandes variations, dont les plus évidentes sont les variations saisonnières. Les époques de pullulations apparentes

sont celles d'avril à septembre, durant lesquelles les densités de populations larvaires excèdent fréquemment le seuil de quarante à cinquante larves par unité échantillon, considéré comme première approximation du seuil de tolérance (cf. p. 12). L'augmentation des précipitations durant les mois d'octobre et novembre, ainsi que les baisses de températures enregistrées à cette époque et jusqu'en mars réduisent de façon naturelle les populations de thrips au-dessous de ce seuil (fig. 10).

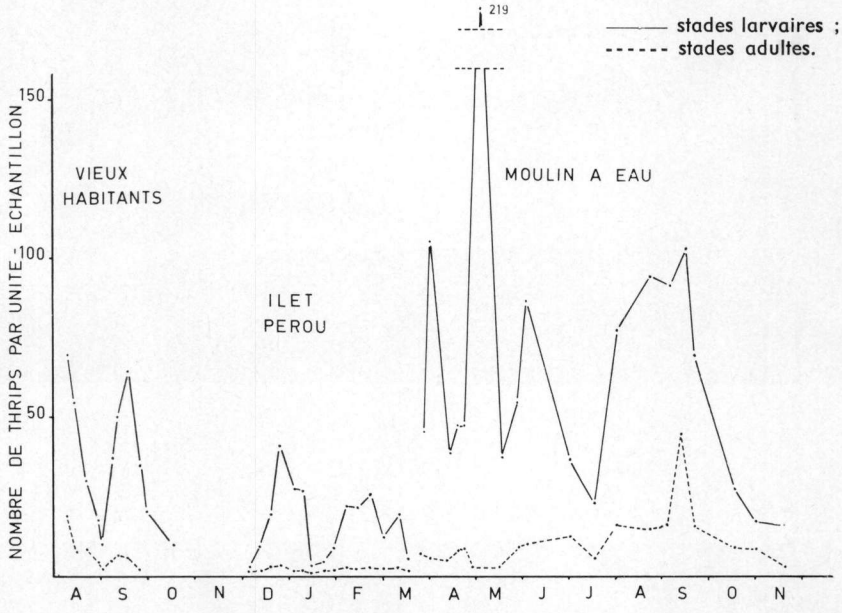



FIG. 10. — *Fluctuations des populations de* C. orchidii.

Les évaluations effectuées par les services techniques de la SICA-ASSOBAG au moment du conditionnement des fruits situent, entre juin et décembre, les époques de pertes maximales ; ce qui, avec le délai normal de 2 à 3 mois correspondant à l'intervalle séparant le moment de l'attaque de la récolte des fruits, confirme les observations précédentes. Ces données sont d'ailleurs comparables à celles de Mitchell (comm. personnelle) à Sainte-Lucie pour une espèce voisine dont les dégâts se sont révélés maxima au cours de la même période durant 3 années successives.

Les variations intracycliques de populations sont plus brutales encore que les fluctuations saisonnières observées précédemment. Elles sont le signe évident des possibilités de pullulations immédiates des thrips en réponse aux conditions favorables de développement. L'importance du phénomène explique partiellement les difficultés à prévoir les pullulations de cet insecte.

### B. — *Facteurs limitatifs des populations*

La validité de l'échantillonnage effectué est limitée aux populations larvaires installées sur le régime et ceci ne permet pas d'appréhender avec justesse les variations globales des populations des différentes strates du milieu.

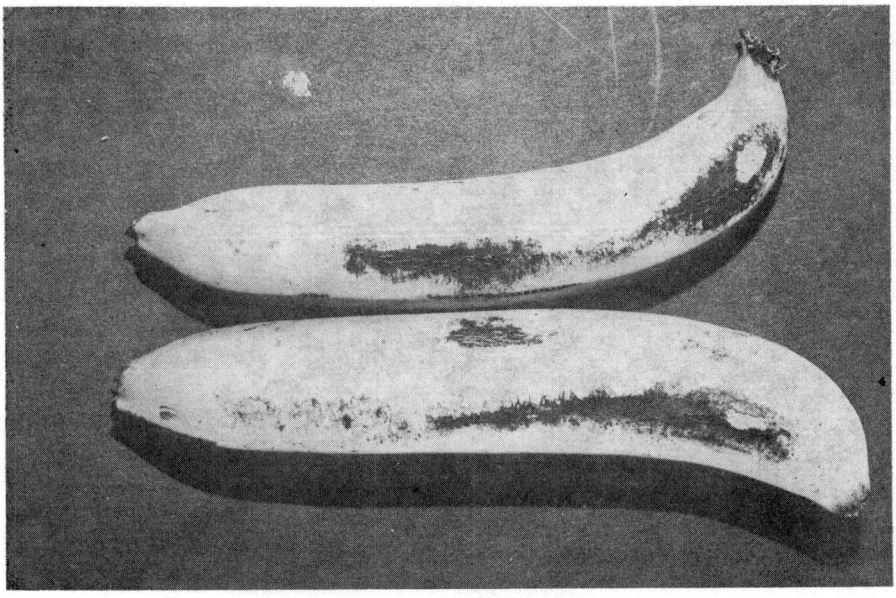


FIG. 11*a*.

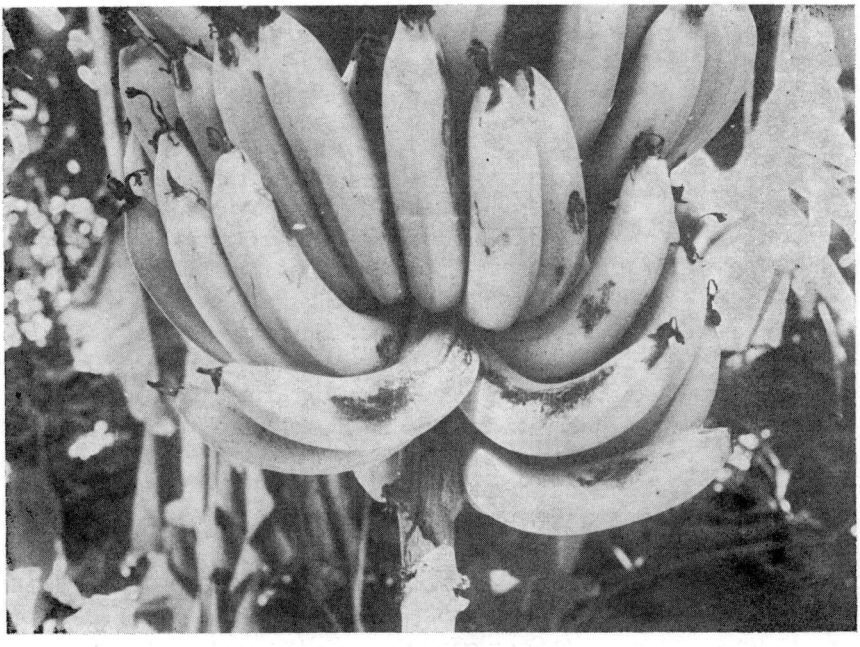


FIG. 11*b*.

FIG. 11*a* et *b*. — *Dégâts sur bananes.*

Or, pour comprendre l'influence des facteurs climatiques il conviendrait d'en étudier les différents effets sur chacun des stades de l'insecte, spécialement sur les nymphes, et à tous les niveaux des strates végétales, ce qui est très délicat. Les résultats obtenus au cours de notre étude permettent de souligner les risques de pullulations brutales au cours des périodes printanières et estivales, et par conséquent, confirment l'influence de la température sur les niveaux de densités atteints et particulièrement son rôle régulateur pendant les saisons fraîches de janvier à avril. L'influence des précipitations paraît trop variable pour qu'on puisse actuellement en interpréter le sens.

Les adventices de la bananeraie constituent un réservoir permanent de populations susceptibles de migrer jusqu'au régime. Le rôle de « couverture » réalisé par ces adventices est par ailleurs susceptible de favoriser la nymphose dans les couches superficielles du sol. Les facteurs agronomiques qui modifient la structure du sol ou la couverture végétale (labours superficiels, herbicides ou irrigations) interviennent donc dans le développement des populations.

L'influence des ennemis naturels paraît négligeable, au moins au niveau du régime où nos lessivages et les observations visuelles régulières ne nous ont permis de récolter qu'une quantité très faible de prédateurs parmi lesquels cependant certains peuvent être considérés comme actifs vis-à-vis des thrips. *Franklinothrips vespiformis* est occasionnellement rencontré sur le régime, Medina Gaud cite cette espèce prédatrice à Puerto-Rico (1961). Une coccinelle, *Scymnus thoracicus*, ainsi que quelques Hétéroptères (Anthocorides et Mirides), plus polyphages, sont également occasionnels sur le bananier, leur rôle au niveau du régime est nul, il n'a pas été évalué au niveau de la strate herbacée. La recherche de parasites est demeurée vaine.

### *Dégâts et méthodes de lutte*

*Description des dégâts.*

Le dégât réalisé par le thrips apparaît sur le fruit comme une tâche de couleur rouille qui s'étale généralement dans la zone de contact entre les bananes, soit entre deux doigts voisins d'une même main et dans ce cas, les dégâts apparaissent sur les parties latérales des fruits, soit entre les doigts de mains superposées, les dégâts intéressant alors les parties inférieures et supérieures du fruit (fig. 11). La plage colorée est d'abord très légèrement rugueuse et localisée. Elle s'étend ensuite à toutes les zones présentant des contacts quelconques et accuse un relief de plus en plus important au fur et à mesure de l'infestation. En cas d'attaques fortes, des crevasses se produisent et provoquent une dépréciation évidente des fruits.

Dans certaines circonstances, les populations de thrips installées sur le pseudotronc causent un brunissement comparable des tissus sur lesquels ils se développent. Il en est de même des attaques sur les plantes hôtes signalées précédemment, sur lesquelles apparaît une coloration semblable à celle produite sur le bananier (fig. 12), sans toutefois atteindre les degrés de rugosité observés sur la banane. Peut-être dans ce dernier cas, les réactions du végétal et sa richesse naturelle en tanin exarcerbent-elles les dégâts.

Contrairement au thrips de la fleur *F. parvula* dont les attaques sur régime sont très précoces, le thrips de la rouille s'alimente sur des tissus moins jeunes, puisqu'il

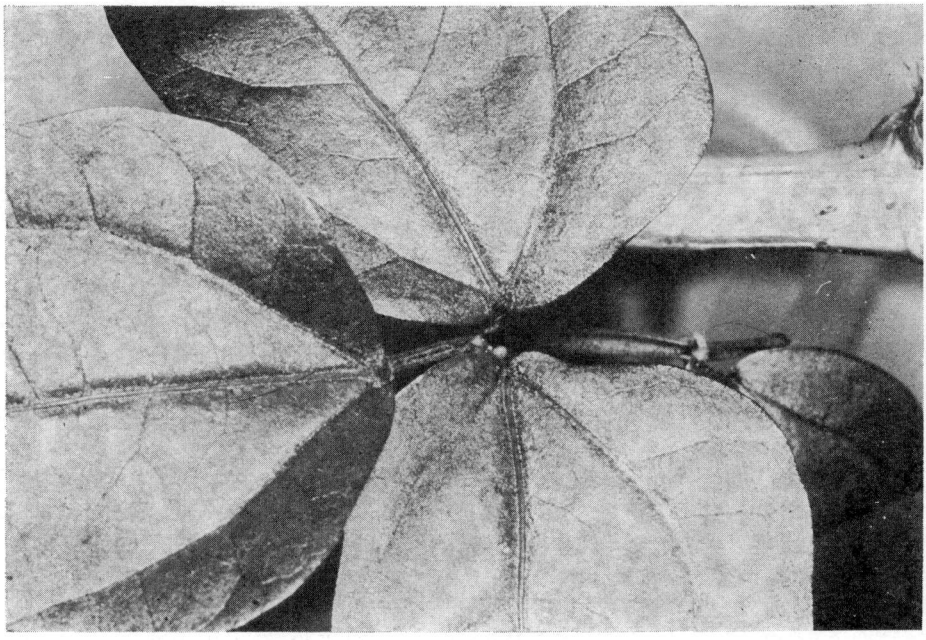


FIG. 12. — *Dégât sur* Vigna *sp.*

s'installe plus tardivement et seulement après le redressement des mains et resserrement des doigts. Les régimes de grade inférieur à 20 présentent exceptionnellement des dommages et peuvent être considérés comme indemnes d'attaque, du fait de l'absence d'abris pour les insectes. La colonisation s'effectue donc au plus tôt 10 à 15 j après la « jetée » du régime. Après ce stade, les colonies se développent activement et se maintiennent sur le régime jusqu'à la récolte.

*Estimation des dégâts.*

La détermination d'un seuil de tolérance peut être réalisée de façon relativement précise dans le cas du thrips, dont les populations présentent des densités faibles durant une longue période de l'année. Il est donc aisé, dans ce cas, de constater que les populations hivernales, dont les densités larvaires restent constamment inférieures à quarante ou cinquante larves par unité échantillon, ne provoquent pas de dégâts estimables au moment de la récolte.

Nous avons cherché à préciser cette valeur et à établir une corrélation entre la densité des insectes à des âges divers du régime (de grades compris entre 20 et 26 mm), et les dégâts aux stades de croissance correspondants. Les dégâts furent évalués en fonction de la surface attaquée et de l'intensité de coloration. En raison de la perturbation causée parmi les colonies pendant l'échantillonnage, il n'est pas possible de suivre l'évolution des dégâts et des densités d'insectes sur un même régime. L'estimation de la densité d'insectes a donc été faite globalement sur l'ensemble de la parcelle étudiée (les densités observées ont varié de quatre vingt à deux cent trente larves par unité-échantillon durant les 15 j d'observation), tandis que les corrélations

établies entre dégâts et densités d'insectes ne sont réalisées que durant la première phase de croissance du régime sensible aux attaques et ne doivent être considérées que comme des observations instantanées et juxtaposées.

Les corrélations entre dégâts et densités d'insectes sont les plus étroites dans la situation « haut du régime » où les colonies sont établies très précocement (fig. 13). Des facteurs divers agissent sur le degré et la rapidité d'infestation des parties inférieures et moyennes du régime, et de ce fait, les corrélations établies à ces niveaux apparaissent moins nettes. La valeur du seuil de tolérance définie précédemment correspond à des plages d'attaques dont les surfaces sont comprises à 90 p. 100 entre 0 et 15 cm² (moyenne : 8 cm²). Les valeurs de l'intensité de coloration des plages attaquées, pour les valeurs inférieures au seuil de tolérance, sont faibles. Leur accroissement est progressif et suit l'augmentation des surfaces attaquées.

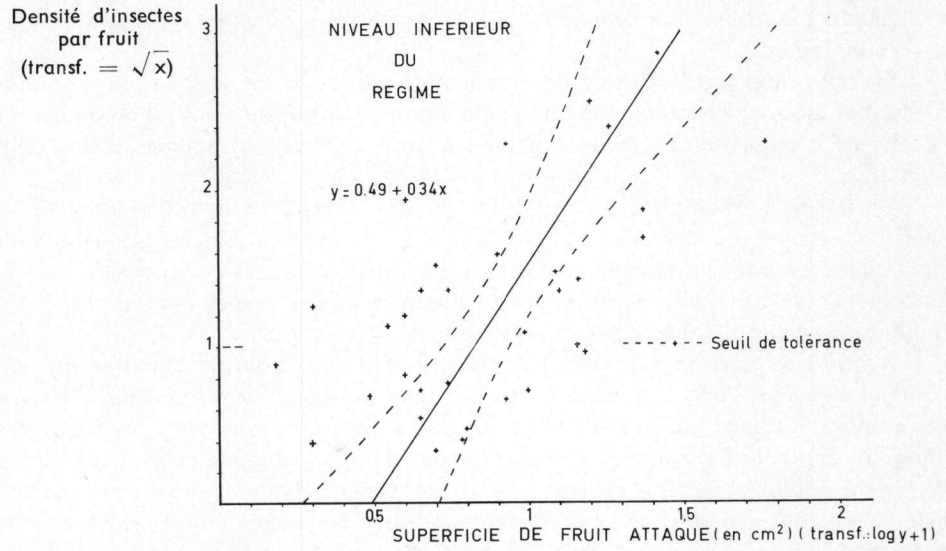



FIG. 13. — *Relation entre les densités numériques de thrips observées aux différents niveaux du régime et les dégâts constatés à ces niveaux.*

## Conclusions et conséquences en matière de protection des cultures

Le thrips de la rouille du bananier (*C. orchidii*) est présent dans toute la zone bananière de la Guadeloupe où il se reproduit par parthénogénèse et en toutes saisons.

Les piqûres de ce thrips provoquent une dépréciation des fruits en entraînant la formation de tâches de couleur rouille sur les bananes encore vertes. Lorsque les attaques sont fortes, ces piqûres peuvent occasionner des crevasses de l'épiderme dont l'évolution, au cours de la maturation des fruits, nuit à leur conservation.

Les causes de pullulations et d'infestations soudaines sont à présent partiellement connues. La température joue le rôle de facteur limitant pendant les mois d'automne et d'hiver. De mars à octobre, des oscillations très grandes des densités sont enregistrées au niveau du régime. Elles peuvent être expliquées par l'absence de pré-

dateurs et de parasites efficaces, par la présence de populations importantes de ce thrips sur la plupart des adventices de la bananeraie (notamment sur les dominantes *Commelina* sp. et *Brachiara purpurescens*) et par leur faculté de se disperser par envol et à l'aide du vent à des hauteurs au moins égales à 1,80 m. Des facteurs climatiques, notamment pluviométriques, jouent un rôle à préciser dans ces variations brutales de populations, peut-être par leurs effets sur les nymphes dans le sol.

Compte tenu de la pauvreté de la faune parasitaire et prédatrice notée au cours de cette étude, des expériences de lutte biologique avec introduction d'insectes entomophages ou faisant appel à des microorganismes pathogènes seraient utilement envisageables. Certaines mycoses de type muscardine blanche à Beauveria se sont montrées naturellement actives contre plusieurs espèces de thrips (Griganov, K. R., 1939, Lyubenov, Y., 1961, Nowels, W., 1917) et semblent suggérer que des endémies de ce type puissent se développer spontanément. En Guadeloupe, la fréquence des traitements fongicides doit cependant constituer un frein au développement naturel de ces maladies.

En raison des possibilités de développement des thrips sur les très jeunes bananiers, il est nécessaire, au moment de la plantation, de préférer l'utilisation de bulbes à celle de « baïonnettes » (rejet à feuilles encore étroites) susceptibles d'être déjà infestées.

Du fait de la multiplication des thrips sur des adventices, la surveillance de la croissance de ces plantes-hôtes doit être assurée, soit par des désherbages chimiques préventifs, soit par des travaux culturaux superficiels. Dans les bananeraies ne présentant pas un échelonnement des fructifications (cas des jeunes plantations) il est indiqué de traiter avant la « jetée » des régimes.

A cause du transport des adultes par le vent, l'infestation de bananeraies non contaminées peut s'effectuer à partir de parcelles voisines non surveillées. Dans ce cas et au moins pour la période critique de mars à octobre, la pose de housses plastiques au cours des 2 premières semaines suivant la jetée du régime permet de réduire l'infestation. L'isolement du régime par un nœud hermétique sur la hampe florale évite la migration des adultes vers ce régime à partir des populations installées sur le pseudotronc.

Au cours de l'année 1976, les services techniques de la SICA-ASSOBAG chargés de la lutte contre les ravageurs du bananiers ont appliqué ces simples mesures et confirment que le gainage correct du régime allié à un désherbage préventif et à quelques travaux culturaux superficiels assurent une protection générale efficace et permettent de limiter, sinon d'exclure, les traitements chimiques contre ce thrips.

Dans ces conditions, des dégâts légers et sporadiques peuvent être enregistrés à la récolte et ne devraient pas être sévèrement sanctionnés lors du contrôle de la qualité des fruits avant leur embarquement vers la métropole. Une tolérance plus grande paraît donc souhaitable lors du conditionnement. Elle suppose et nécessite d'une part, une compréhension plus grande des contrôleurs et des consommateurs des problèmes de protection des récoltes et des conséquences prévisibles sur la qualité des fruits, d'autre part, une connaissance plus précise de la physiologie de la banane et de l'évolution réelle des dégâts au cours de la maturation du fruit.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Seasonal abundance, distribution and population movements of the* Chaetanaphothrips orchidii *(Moulton)* (Thysanoptera Thripidae) *in the french Antilles.*

To bring into play an efficient control method it is necessary to know the biology of the thrips and the ecological characteristics of the populations it develops within the banana plantations.

The studies carried out on several plots of the banana producing area of Guadeloupe gave us data on the population distribution at stem and plot level, on the way of moving of the adults and the way of settling in banana stems and on the population dynamics of larvae and adults. Informations concerning the possibilities of development on various host-plants and on the influence of natural enemies have completed these data.

The understanding of the phenomena thus observed according to the concepts drawn from the biological control leads to a higher efficiency of the control of this thrips.



## Remerciements

Les identifications des différentes espèces de thrips ainsi que de précieuses indications sur ces espèces nous ont été données par M. Bournier, Directeur de la Station de Zoologie de Montpellier (I.N.R.A.) et spécialiste des Thysanoptères.

En raison de la fréquence des échantillonnages et de l'éloignement de certaines localités, les techniciens des Services Agro-Techniques de la SICA-ASSOBAG (Association des planteurs de bananes) à Basse-Terre, ont eu l'amabilité d'effectuer ce travail à Moulin-à-Eau et à Val-et-Gipy. M. Arjounin, Agent Technique à la Station de Zoologie du C.R.A.A.G. (I.N.R.A.), nous a apporté son aide pour les dénombrements, ainsi que pour les élevages au laboratoire.


## Références bibliographiques


CALDWELL N. E. H., 1938. The control of banana rust thrips. *Queensl. Agric. J.* **50,** 144-163.

DELATTRE P., TORREGROSSA J. P., 1975. Comparaison de quatre méthodes d'échantillonnage applicables à l'étude du thrips de la rouille de la banane ; *Chaetanaphothrips signipennis* (Thysanoptera, Thripidae). Estimation rapide des oscillations de population. *Nouv. Agron. Ant. Guy.*, **1,** 3, 186-198.

GAUD S. M., 1961. The Thysanoptera of Puerto Rico. *Tech. Pap. Agric. Exp. Sta.* Puerto Rico, **32,** 1-160.

GIRAULT A. A., 1925. The banana rust thrips. *Queensl. Agric. J.*, **23,** 471-516.

GRIVANOV K. P., 1939. Deep ploughing instead of burning the stubble for the control of the wheat thrips (*Haplothrips tritici* Kurd.) *Rev. Appl. Ent.*, **28,** 69-70.

HOOD J. D., 1954. A new *Chaetanaphothrips* from Formosa with a note on the banana thrips. *Rev. Appl. Ent.*, **44,** 252-255.

LEONCE F. S., 1974. The control of rust thrips in bananas under a condition of heavy infestation. Troisième conférence A.C.O.R.B.A.T. Martinique, 1-6.

LEWIS T., 1973. « Thrips » : their biology, ecology and economic importance. Acad. Press. London and New York, 349 p.

NOWELL W., 1917. Priliminary trial with the cacao thrips fungus. *Agric. News.* Bridgetown, **16,** 94.

LYUBENOV Y., 1961. A contribution to the bionomics of the wheat thrips (*Haplothrips tritici* Kurd.) in Bulgaria and possibilities of reducing the injury done by it. *Rev. Appl. Ent.*, **50,** 348.

STANNARD J. R., 1956. Three new species and two new records of thrips (Thysanoptera) in Illinois. *Illin. Acad. Sci. Trans.*, **49,** 172-176.

YUST H. R., 1959. Insectes parasites et tachetures des fruits sur le bananier Gros Michel en Equateur.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 171-185.

# Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* KLTB, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France. I. — Etude de l'activité de vol de 1967 à 1976 en culture de pomme de terre

Y. ROBERT et Joëlle ROUZÉ-JOUAN

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I. N. R. A., Centre de Recherches de Rennes.*
*E. N. S. A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex*

**Résumé**

L'activité de vol de trois espèces de pucerons vecteurs de virus de la pomme de terre, *A. solani*, *M. euphorbiae* et *M. persicae* a été étudiée pendant 10 ans en différentes localités de Bretagne au moyen de pièges jaunes à eau placés dans des parcelles de pomme de terre. Deux grands types de courbes d'activité sont mis en évidence selon la taille relative du vol de contamination de mai et du vol de dissémination de juin-juillet. Il est montré à cet égard que la somme des températures des deux dernières décades d'avril peut être un facteur déterminant de l'intensité de la contamination des parcelles en mai et celle des deux dernières décades de juin, de la précocité du vol de dissémination de juin-juillet. Le rôle de la température sur l'incidence des parasites est aussi évoqué. Cette étude est la première étape de la mise au point d'un système prévisionnel de lutte contre la dissémination des viroses de la pomme de terre en culture de plant.

En culture de plant de pomme de terre, les pucerons ailés sont considérés depuis longtemps comme les principaux agents responsables de la dissémination des virus (Doncaster et Gregory, 1948 ; Broadbent, 1953) du fait essentiellement de leur activité et de leurs grandes possibilités de déplacement, palliant dans certains cas, une capacité vectrice intrinsèque moins élevée que celle des autres formes ou stades (Robert, 1971). Cette dissémination s'effectue surtout à deux époques de la saison de culture :

• Les ailés de contamination issus de plantes hôtes primaires (holocyclie) ou de plantes hôtes d'hivernation sous forme agame (anholocyclie) trouvent, en début de culture, des plantes jeunes particulièrement attractives (Kennedy, 1958) et réceptives à toute contamination par virus (Knutson et Bishop, 1964). Ce *vol de contamination*, bien que souvent d'assez faible amplitude, est néanmoins dangereux, particulièrement dans le cas où l'état sanitaire initial de la culture n'est pas satisfaisant : il a été montré, en effet, que les ailés ne s'arrêtent pas d'emblée sur la plante sur laquelle ils se reproduiront mais effectuent une série de petits vols successifs à l'issue de chacun desquels ils pondent une ou plusieurs larves après avoir effectué des piqûres d'alimentation ; ceci est particulièrement le cas pour *Myzus persicae* Sulz. (Kennedy, 1950 ; Doncaster et Gregory, 1948).

• A l'inverse, les ailés, nés au sein des populations aptères qui se sont développées sur le feuillage des pommes de terre, apparaissent en général en plus grand nombre et l'importance du *vol de dissémination* qui en résulte a souvent été prise en compte pour mettre au point des systèmes d'avertissement aboutissant à la destruction des fanes avant que les virus transmis au feuillage par ces ailés n'aient eu le temps de migrer vers les tubercules fils. Cette évaluation du niveau de vol de dissémination à ne pas dépasser n'est pas toujours facile car elle doit tenir compte de très nombreux facteurs dont la résistance de vieillesse (Arenz et Hunnius, 1959 ; Beemster, 1958) et la rapidité de migration des virus vers les tubercules (Augier de Montgrenier, 1954 ; Beemster, 1969) ne sont pas les moindres.

Il apparaît donc indispensable, lorsqu'on désire implanter de nouvelles cultures de sélection ou limiter la dégradation de l'état sanitaire des cultures en place dans une région, de connaître avec précision d'une part les possibilités et les modalités de production en pucerons, ailés en particulier, et d'autre part les conditions de leurs déplacements dans l'aire géographique choisie. A ce titre, depuis les travaux de Davies (1935, 1936), de Thomas et Vevai (1940), de Jacob (1944), les conditions de vol optimales de *M. persicae* ont été mieux précisées : température supérieure à 21 °C., humidité relative inférieure à 80 p. 100, vitesse du vent inférieure à 8 km/h, amplitude thermique journalière supérieure à 6,7 °C. La Bretagne, située en climat maritime eu-atlantique, voit assez rarement toutes ces conditions remplies simultanément et c'est vraisemblablement, à l'origine, l'une des principales raisons qui en fait une région de longue tradition de culture de plant de pomme de terre. Cependant les structures agricoles et les pratiques culturales ont considérablement évolué au cours des deux dernières décennies et la polyculture antérieure tend à céder le pas à une monoculture orientée vers les céréales et les fourrages. En conséquence on peut se demander parallèlement si les possibilités de production ou même de déroulement correct de toutes les phases du cycle biologique des pucerons de la pomme de terre sont identiques à ce qu'elles étaient antérieurement.

Nous avons précédemment analysé l'activité saisonnière de vol des pucerons sur plusieurs années, à Rennes (Robert et Rouzé-Jouan, 1976) : la présente note fait le point de 10 années de piégeage des seuls pucerons de la pomme de terre par pièges jaunes à eau (Robert, Rabasse et Rouzé-Jouan, 1974) en conditions naturelles de culture de la pomme de terre, dans trois localités situées à l'Ouest de Rennes.

## Matériel et méthodes

— Le *piégeage* a été réalisé pendant la saison de culture de la pomme de terre en trois localités de Bretagne, à 29-N-Pleyber-Christ, 29-S Rosporden et 56-Moustoir Remungol/Pontivy, dont nous avons défini antérieurement un certain nombre de caractéristiques (Robert, Rabasse et Rouzé-Jouan, 1974). Les pièges sont de grands bacs carrés d'une surface piégeante de 36 $dm^2$ (60 × 60 × 10 cm) peints intérieurement en « jaune bouton d'or » (« Ripolin 514 »), situés à 70 cm du sol et remplis au 2/3 d'eau additionnée d'un peu de mouillant du genre « Teepol ». Quatre bacs ont été en service de 1967 à 1970, deux de 1971 à 1973 inclus, et un seul depuis 1974. En 1973, le piégeage n'a pu être effectué qu'à Pleyber-Christ. Depuis 1971, des cuvettes d'une surface piégeante de 9 $dm^2$ (30 × 30 × 8 cm), de maniement beaucoup plus

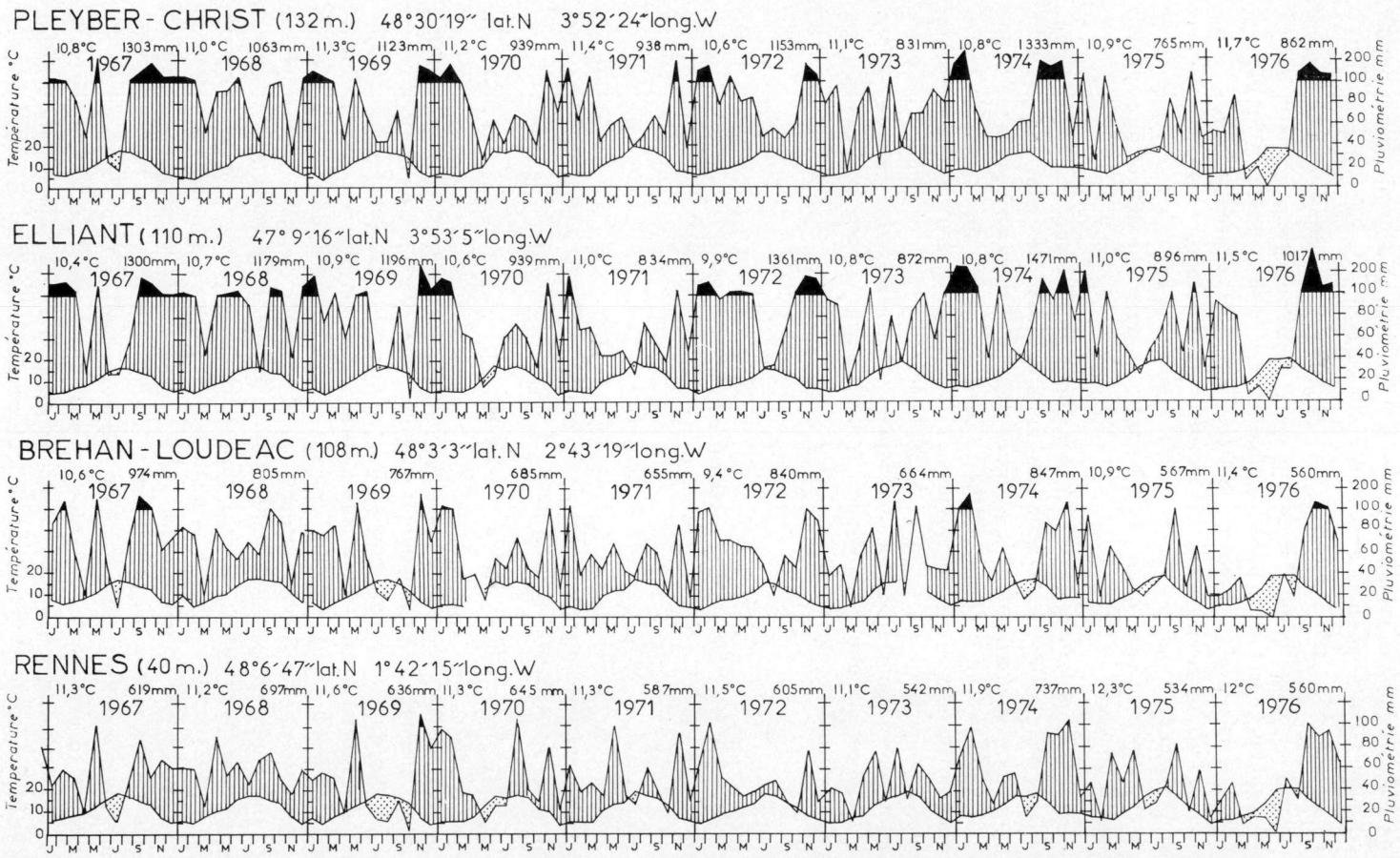



**FIG. 1.** — *Diagrammes climatiques annuels de* **29-N-Pleyber-Christ, 29-S-Elliant, 56-Bréhan-Loudéac et 35-Rennes de 1967 à 1976.**
En noir : période de très forte humidité ; en hachures : période de forte humidité ; en pointillés : période sèche.

facile, ont été introduites à raison de 2 sur le sol et 2 à 70 cm de hauteur ; ceci a permis la réduction du nombre des bacs de 4 à 1 à partir de 1974.

— Jusqu'en 1973, les *cultures de pomme de terre* (variété *Bintje*) dans lesquelles étaient placés les pièges étaient les champs de vérification *a posteriori* de la qualité sanitaire du plant, constitués de parcelles élémentaires de cinq lignes de vingt plantes. Depuis 1974, les pièges sont implantés dans des champs de culture normale.

Jusqu'en 1973, les prélèvements ont été effectués deux fois par semaine et depuis 1974, trois fois. Les résultats présentés ici ont été regroupés par décade et les nombres de pucerons exprimés pour quatre bacs-pièges ; les données relatives aux cuvettes n'ont pas été utilisées.

— Les *données météorologiques* de Pleyber-Christ ont été recueillies sur place dans le poste local de la Météorologie nationale, celles de Rosporden dans un poste situé à Elliant à 5 km environ, celles de Moustoir-Remungol dans un poste situé à une dizaine de kilomètres, à Bréhan-Loudéac : cependant, pour cette localité, le relevé des températures n'étant effectué, jusqu'en 1974, que de mi-avril à mi-septembre, nous avons, pour construire la figure 1, utilisé les données thermiques d'un autre poste moins représentatif, parce que situé dans un contexte plus froid, celui de Pontivy. Enfin les données climatiques de Rennes, recueillies dans le poste de l'E.N.S.A. ont été jointes à titre de comparaison.

## Résultats

### I. — *Le climat*

Les diagrammes climatiques annuels de Rennes et de chacune des Stations retenues montrent un certain nombre de différences remarquables (fig. 1).

*Les précipitations.*

Il apparaît nettement que les quatre localités se répartissent en deux groupes en fonction des quantités de précipitations annuelles recueillies : à Elliant et à Pleyber-Christ, celles-ci sont en effet largement supérieures à celles de Bréhan-Loudéac et de Rennes, et les fortes précipitations (supérieures à 100 mm par mois) se distribuent surtout de septembre à février. Au contraire les périodes d'aridité se remarquent presque exclusivement à Rennes surtout en juillet ; cependant en 1976, une sécheresse exceptionnelle généralisée s'est installée d'avril en août inclus entraînant de graves problèmes pour les cultures : elle est survenue, de surcroît, après une suite d'années où, sauf en 1972 et 1974, la quantité totale annuelle des précipitations n'a cessé de décroître depuis 1967 (1 300 mm en 1967 à Pleyber-Christ et à Rosporden/Elliant contre 765 et 896 mm respectivement en 1975 ; 974 et 619 mm en 1967 à Bréhan-Loudéac et à Rennes contre 567 et 534 mm respectivement en 1975) (fig. 2*a*).

En ce qui concerne les jours de pluie, on peut observer de la même manière une décroissance générale de leur nombre annuel de 1967 à 1976 (sauf en 1972 et 1974) plus nette encore pendant la saison de culture (de mai à juillet) (fig. 2*b*).

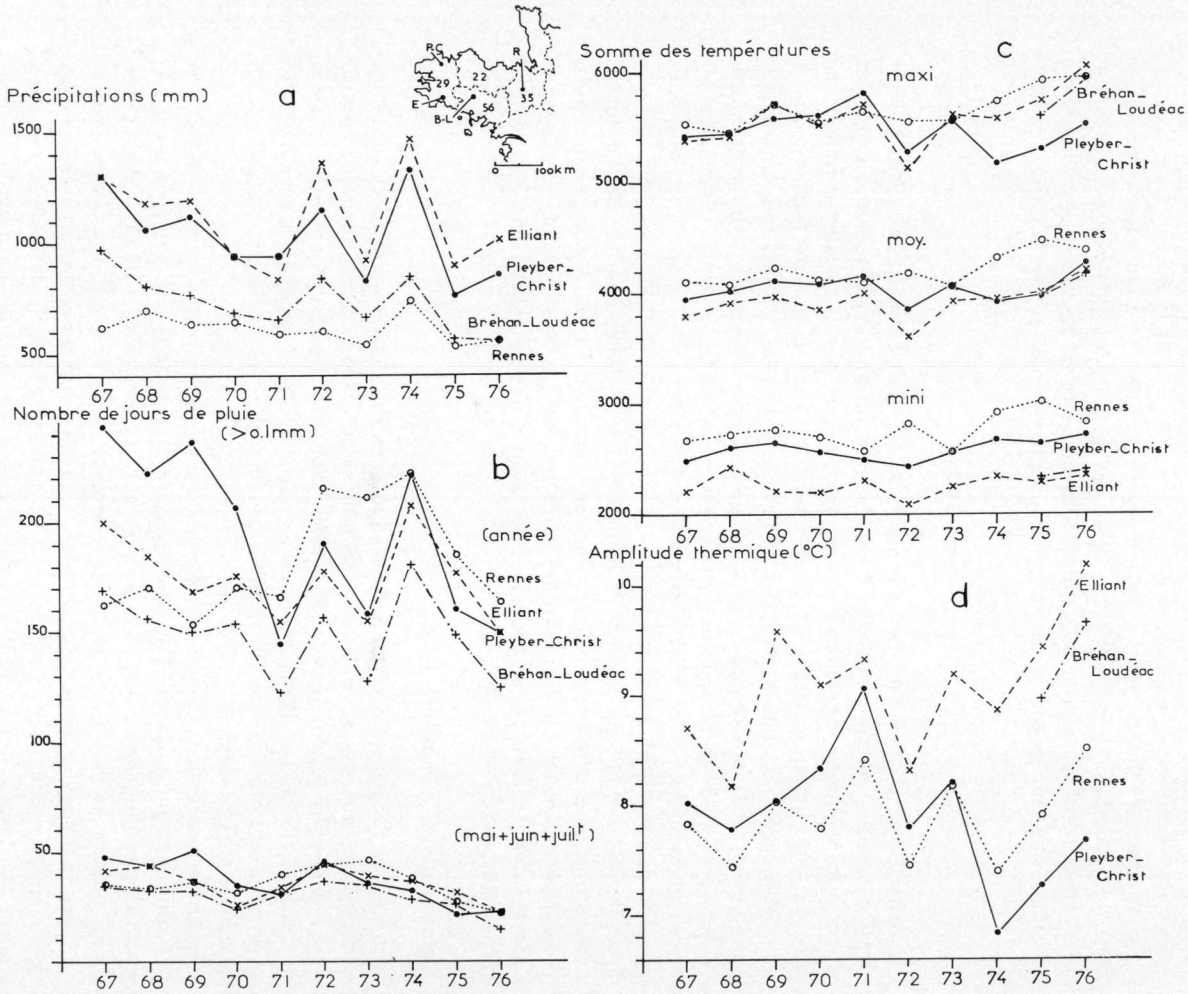



FIG. 2. — *Evolution comparée de quelques facteurs climatiques à* 29-N-Pleyber-Christ, 29-S-Elliant, 56-Bréhan-Loudéac *et* 35-Rennes de 1967 à 1976.

*Les températures.*

Selon les postes et les années, le mois le plus froid est celui de janvier, février ou plus rarement décembre, la température moyenne étant d'environ 5° ; le mois le plus chaud est juillet ou août (fig. 1). Il faut cependant signaler qu'en 1970, le mois de juin a été exceptionnellement chaud.

La somme des températures moyennes de l'année se situe aux environs de 4 000° (fig. 2*c*) mais la moyenne annuelle des amplitudes thermiques mensuelles diffère notablement selon les postes : ainsi à Rennes elle est beaucoup plus faible qu'à Elliant (fig. 2*d*) du fait de températures minimales moyennes plus élevées (fig. 2*c*).

## II. — *Activité de vol*

L'activité de vol n'est pas continue pendant les quatre mois considérés et pour les trois espèces se multipliant sur pomme de terre on peut distinguer deux grandes périodes : la première correspond, au printemps, à la phase de contamination des cultures par des individus issus des plantes sur lesquelles ils ont hiverné de manière anholocyclique, la seconde résulte de la multiplication des populations aptères sur les plantes annuelles et correspond plus précisément au vol de dissémination des pucerons de la pomme de terre en juillet. L'importance de ces deux phases d'activité et les périodes pendant lesquelles elles s'exercent varient dans des proportions que nous essaierons de mettre en évidence.

Les figures 3, 4 et 5 permettent de comparer les quantités de pucerons capturées par décade pour chacune des espèces *Aulacorthum solani* KLTB, *Myzus persicae* Sulz. et *Macrosiphum euphorbiae* Thomas, les quantités de précipitations et la moyenne décadaires des températures maximales des mois d'avril-mai-juin et juillet de 1967 à 1976 inclus.

1) *Caractéristiques climatiques.*

En ce qui concerne le régime et les quantités de pluies, on retrouve pour les quatre mois considérés, les conclusions formulées au niveau annuel avec une opposition très nette entre les données de 1967, 1968, 1969, 1972 très pluvieuses au printemps et de 1970, 1971, 1975 et 1976 sèches ou très sèches. Deux exceptions concernent le printemps, plutôt pluvieux de 1973, année plutôt sèche, et le printemps plutôt sec de 1974, année très pluvieuse.

En ce qui concerne les températures maximales, seules prises ici en considération car ce sont elles qui permettent ou non l'envol des ailés dans une plage de températures situées en moyenne entre 15 et 28°, on observe en général une lente remontée d'avril à juillet (cas de l'année 1973 par exemple) ; c'est souvent à partir de la première décade de mai qu'elles dépassent 15°. Cependant des exceptions intéressantes et significatives apparaissent : ainsi en 1972 il faut attendre la fin de mai pour qu'il en soit ainsi ; en 1968, 1975, et 1971 les températures passent par un maximum supérieur à 15° dès la fin d'avril dans les deux premiers cas ou mi-avril dans le troisième cas ; de la même manière, en 1970 et 1976, les températures maximales s'élèvent très rapidement et dès le début de juin leur moyenne décadaire égale ou dépasse 23° pour atteindre fin juin 1976 plus de 30°.

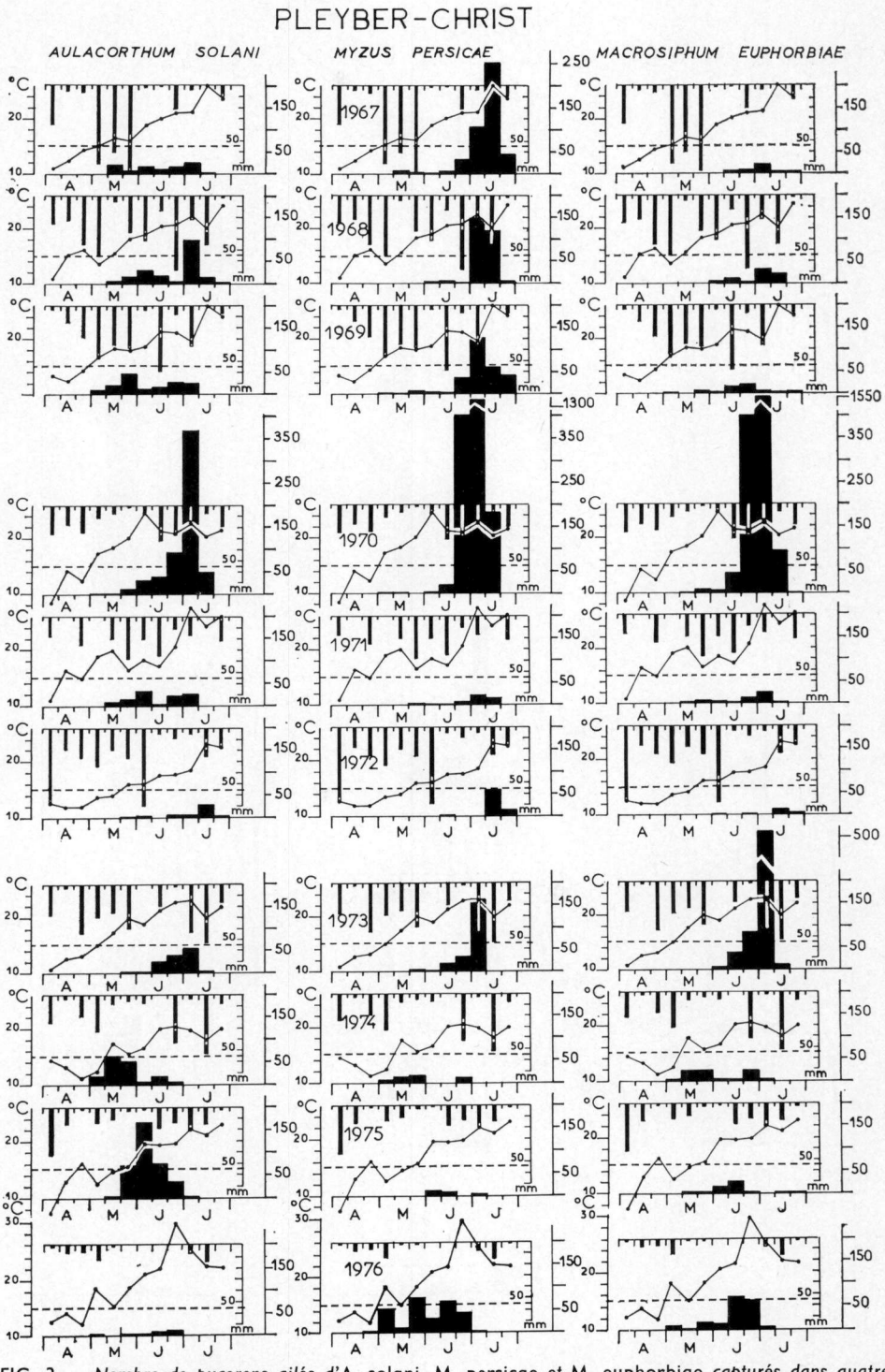



FIG. 3. — *Nombre de pucerons ailés d'*A. solani, M. persicae *et* M. euphorbiae *capturés dans quatre pièges jaunes, quantités de pluie (en mm) et moyenne des températures maximales par périodes de 10 j d'avril à juillet, de 1967 à 1976, à 29-N-Pleyber-Christ.*

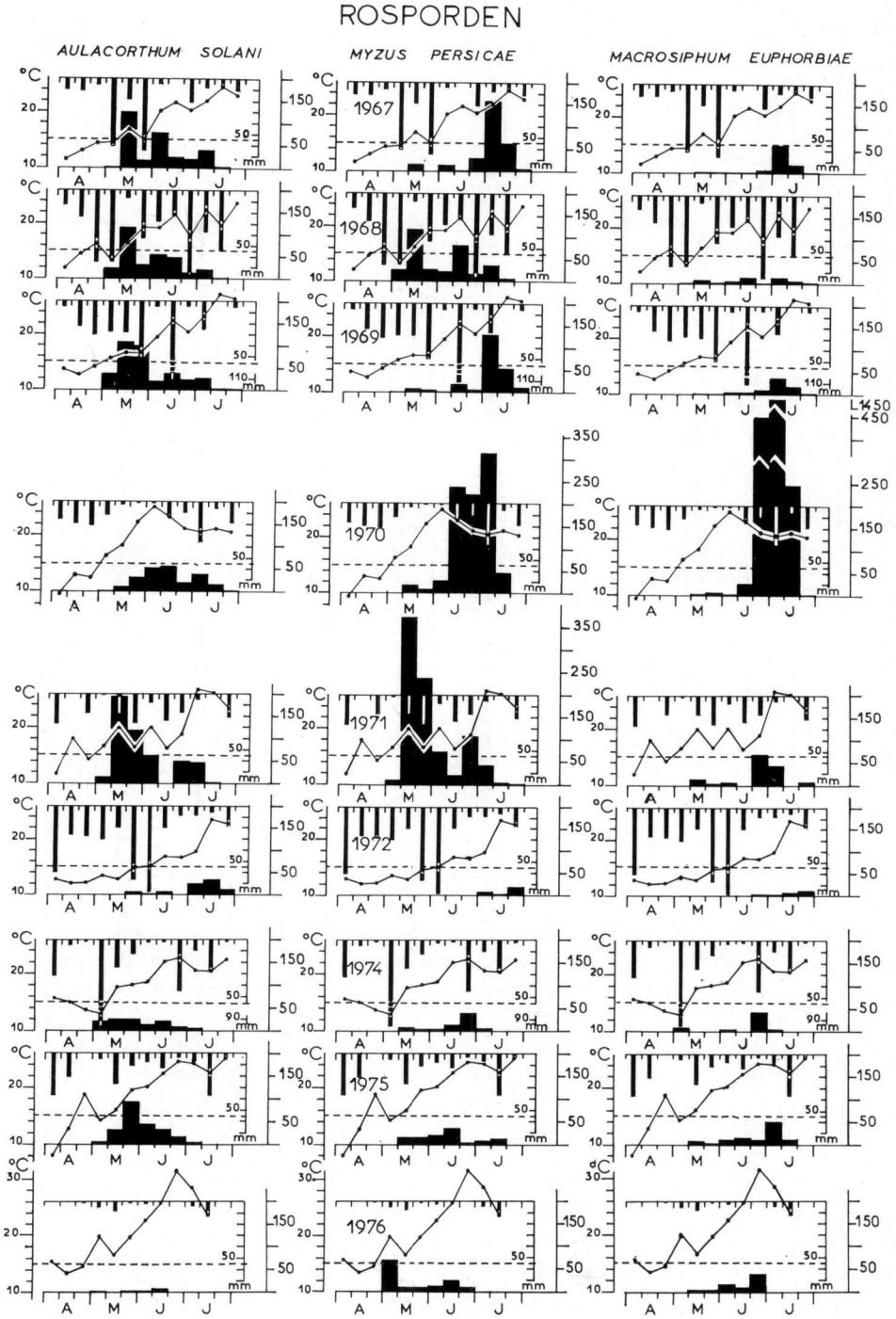



FIG. 4. — Id. *figure 3 à 29-S-Rosporden.*

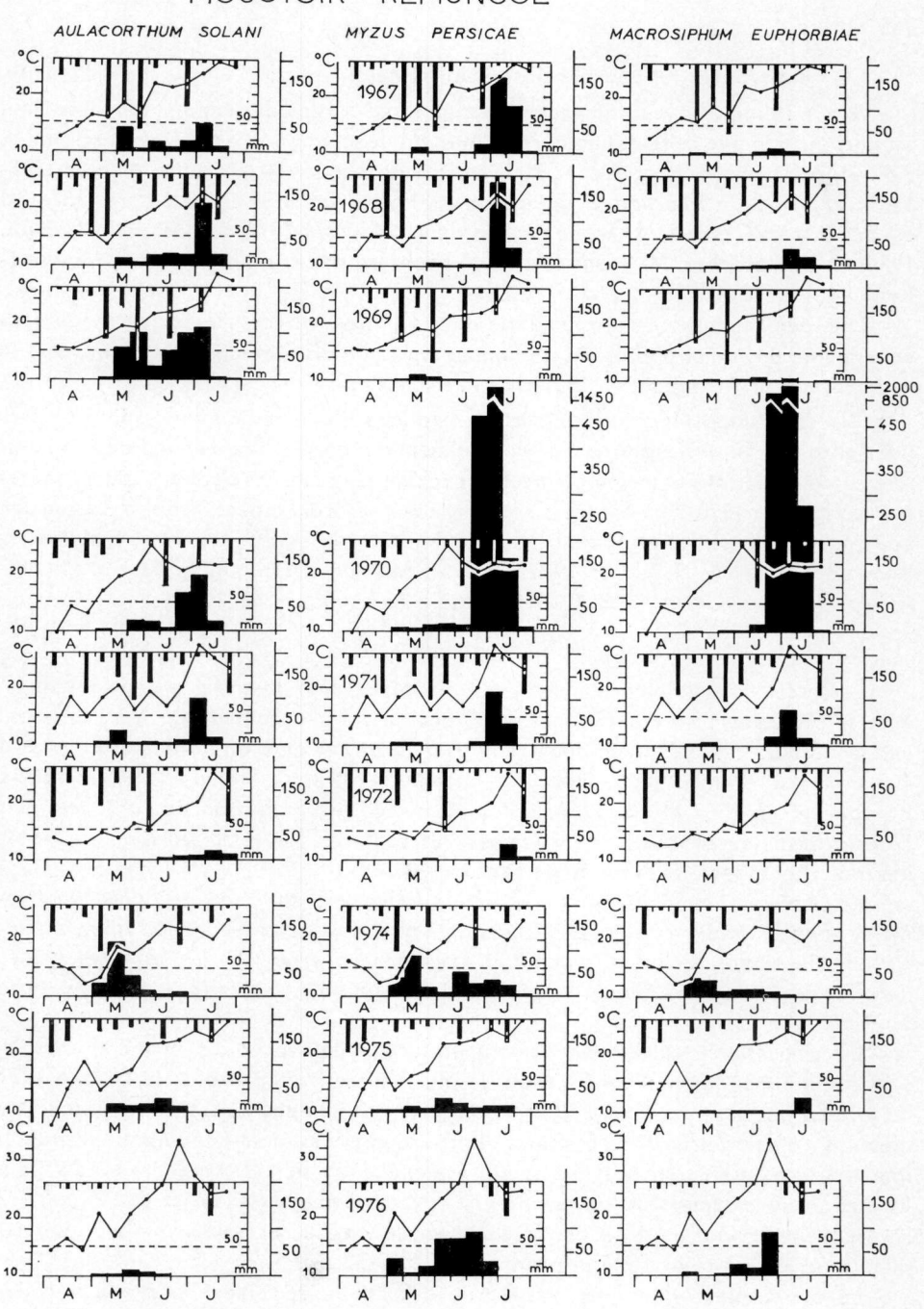



FIG. 5. — Id. *figure* 3 *à* 56-*Moustoir-Remungol.*

2) *Etude des courbes d'activité.*

a) *Types de courbes.*

On peut séparer les courbes observées en deux types :

*type* 1 : l'importance numérique des captures d'ailés de contamination en mai est plus grande que celle des captures d'ailés de dissémination de fin juin à mi-juillet. Ce type est souvent observé chez *A. solani* ; à Rosporden il est fréquent (1967-1968-1969-1971-1975), à Moustoir-Remungol et à Pleyber-Christ il est plus rare (1974). Il est peu observé chez *M. persicae* (Rosporden, 1968-1971-1976 ; Moustoir-Remungol, 1974) et jamais chez *M. euphorbiae* sauf peut-être exceptionnellement à Moustoir-Remungol en 1974.

Une déformation de ce type réside dans une importance numérique à peu près équivalente des deux phases de contamination et de dissémination tel qu'on peut le voir à Moustoir-Remungol en 1969 chez *A. solani*.

*Type* 2 : l'importance numérique des captures d'ailés de contamination est très inférieure à celle des captures d'ailés de dissémination. Ce type répond au cas habituel cité dans la littérature en particulier chez *M. persicae*. Il s'applique particulièrement à l'année 1970 dans les trois postes et pour les trois espèces (sauf à Rosporden pour *A. solani*) ; on le retrouve aussi à Pleyber-Christ de 1967 à 1973 et à Moustoir-Remungol (sauf en 1969 et en 1974) pour *M. persicae*. Il s'applique plus rarement à *A. solani* (Pleyber-Christ, 1968, 1973 ; Moustoir-Remungol, 1968, 1971).

b) *Rôle des précipitations et de la température.*

Les *précipitations* interviennent par leur durée, leur intensité et le moment où elles se produisent, en empêchant l'envol puis le vol proprement dit. Ainsi elles ont beaucoup plus d'influence en début de saison, à un moment où la température peut être un facteur limitant de l'envol : par exemple il est probable qu'en 1967 et 1968 à Rosporden, en 1967 et 1974 à Moustoir-Remungol, la réduction des précipitations dans la seconde décade de mai a favorisé les captures d'*A. solani* ainsi qu'en 1974 à Moustoir-Remungol celles de *M. persicae*.

En Bretagne, les pluies sont souvent de faible intensité mais de durée relativement longue : nous avons observé cependant que la pluie fine et pénétrante caractéristique du climat breton (« crachin ») n'empêche pas du tout les captures d'ailés dans les pièges, pourvu que la température de l'air soit supérieure à la température seuil d'envol.

La *température* peut en effet devenir un facteur défavorable primordial en agissant comme *seuil limite d'envol* : le cas le plus démonstratif est celui de l'année 1972 où jusqu'à fin mai les températures maximales n'ont jamais dépassé 15° en moyenne dans les trois postes de Pleyber-Christ, Rosporden et Moustoir-Remungol, entraînant une absence quasi-complète des captures, quelle qu'en soit l'espèce, tandis qu'à Rennes où la moyenne de ces températures maximales a été de 16° 5, 15° et 17° 7 respectivement pour les trois décades de mai, le niveau des captures a été globalement semblable à celui des autres années.

La température intervient aussi en favorisant indirectement la production des ailés, résultat de la multiplication plus ou moins intensive des aptères ; nous distinguerons le cas des ailés de dissémination de celui des ailés de contamination.

• Le rôle de la température sur *l'importance du vol de contamination* nous paraît très important à étudier pour les raisons épidémiologiques exposées en introduction et nous avons cherché à en préciser les modalités ; le cas le plus démonstratif est fourni par *A. solani* et *M. persicae* à Rosporden (fig. 4). On observe ainsi que tout réchauffement intervenant dans la seconde et la troisième décade d'avril a pour conséquences un vol de contamination relativement élevé en mai : il est d'ailleurs possible de quantifier cette action puisque le nombre total d'ailés de chacune des espèces capturées en mai est en étroite relation avec la somme des températures moyennes des deux dernières décades d'avril (fig. 6) ; dans le cas d'*A. solani* le coefficient de corrélation est $r = 0{,}756$ ($p < 0{,}02$) et dans le cas de *M. persicae*, $r = 0{,}814$ ($p < 0{,}01$).

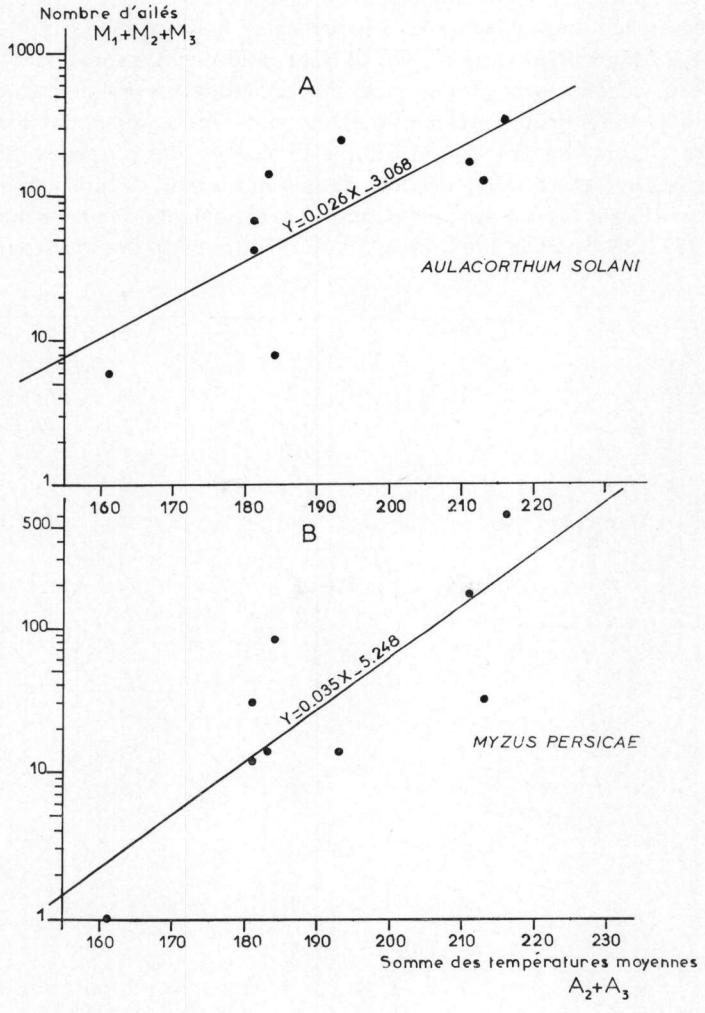



FIG. 6. — *Relation entre le nombre total d'ailés d'*A. solani *et de* M. persicae *capturés en pièges jaunes à 29-S-Rosporden pendant le mois de mai* ($M_1 + M_2 + M_3$) *et la somme des températures moyennes des deux dernières décades d'avril* ($A_2 + A_3$).

• Le rôle de la température sur *l'importance du vol de dissémination* semble non moins important. Le meilleur exemple apparaît en 1970 dans toute la Bretagne du fait d'une pullulation extraordinaire des pucerons aptères : la raison doit en être recherchée dans les températures anormalement élevées par rapport à la moyenne et observées fin mai-début juin, à un moment où les populations aptères commençaient de se développer (fig. 3, 4, 5). Nous avons montré ailleurs (Robert et Rouzé-Jouan, 1975) que d'autres pucerons peuvent réagir de la même manière en particulier des espèces de pucerons des céréales comme *Acyrthosiphon* (*Metopolophium*) *dirhodum* WLK.

• Le rôle de la température sur la *précocité du vol de dissémination*, enfin, est dans certaines conditions, manifeste. L'examen attentif des données de la figure 3 relatives à *M. persicae* à Pleyber-Christ, fait apparaître des différences dans la précocité du vol de dissémination entre 1967 et 1973 (courbes de type 2). Il en est de même pour cette espèce à Moustoir-Remungol (fig. 5). Ces différences apparaissent plus nettement encore lorsqu'on reprend les données bihebdomadaires initiales: dans la figure 7 nous avons déterminé graphiquement la médiane du vol de dissémination de *M. persicae* à Pleyber-Christ en prenant en compte le nombre des pucerons ailés capturés pendant les seconde et troisième décades de juin et les trois décades de juillet. Nous pouvons alors classer les années plus ou moins précisément par ordre décroissant de précocité : 1973, 1971, 1970, 1969, 1968, 1967, 1972 (fig. 7*a*). Lorsque, parallèlement,

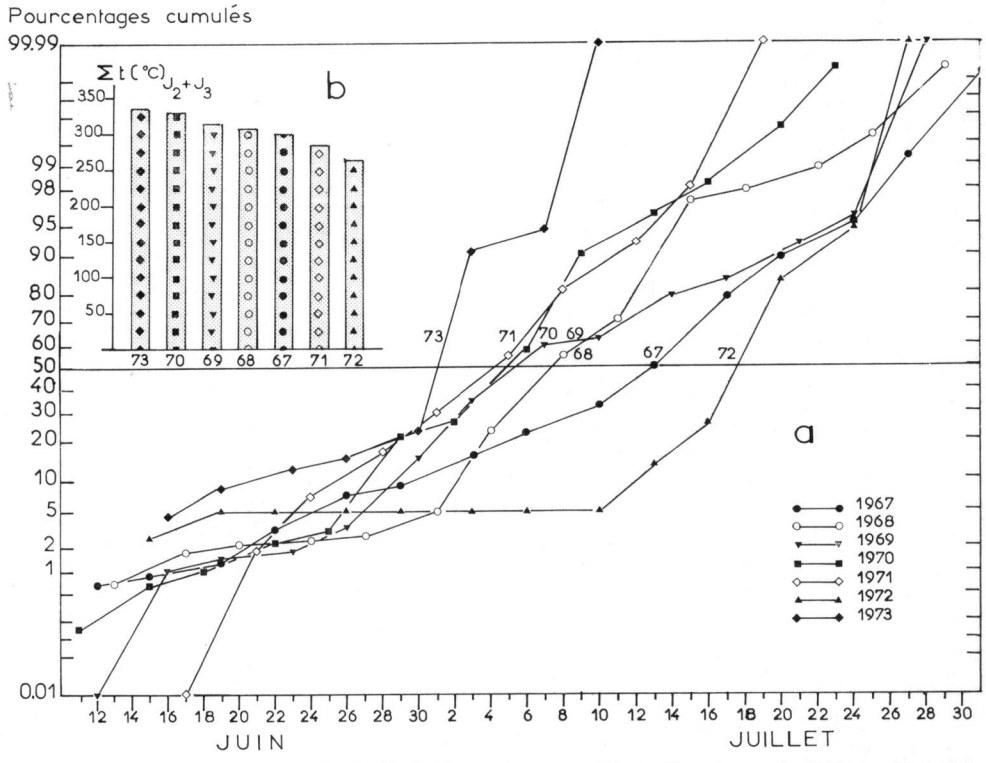



FIG. 7. — a) *Pourcentages cumulés d'ailés de* M. persicae *capturés en pièges jaunes du* 10 *juin au* 30 *juillet, à* 29-*N-Pleyber-Christ, de* 1967 *à* 1973. b) *Classement des années* 1967 *à* 1973 *par ordre décroissant des sommes de températures moyennes des deux dernières décades de juin* ($J_2 + J_3$).

les températures moyennes des deux seules dernières décades de juin sont cumulées, le classement par ordre décroissant des totaux obtenus fait apparaître la même séquence d'années que précédemment à l'exception de 1971 (fig. 7*b*), exception que nous ne pouvons actuellement expliquer.

## Discussion

La connaissance des dates et de l'importance des vols de contamination de printemps et de dissémination d'été est la condition primordiale du succès de la lutte contre les virus de la pomme de terre transmis par pucerons. Nous avons montré (Robert, 1976) que dans le cas précis de la Bretagne, l'emploi d'aphicides endothérapiques granulés, appliqués au moment de la plantation assure une excellente protection des cultures contre la dissémination de l'Enroulement ; la présente note permet de mieux expliquer les raisons de ce succès : le vol de contamination a en général lieu pendant toute la période de levée des pommes de terre et les pucerons sont alors détruits au fur et à mesure de leurs tentatives d'installation sur les plantes, avant d'avoir eu le temps de disséminer le virus. Ceci est en parfait accord avec les conclusions de Burt, Heathcote et Broadbent (1964) montrant la nécessité de protéger les plantes aussitôt que possible après leur émergence.

Comme Broadbent et Heathcote (1961), nous avons pu mettre en évidence deux grands types de courbes de capture des ailés selon l'importance respective du vol de contamination et du vol de dissémination, avec quelques variantes. Comme ces auteurs, nous pensons que les Hyménoptères parasites ont un très grand rôle à jouer dans les différences observées et nous avons montré que leur incidence s'exerce non seulement à l'encontre de *M. persicae* sur les cultures de pomme de terre mais encore, bien avant leur colonisation comme c'est le cas pour *A. solani* au moins sur l'un de ses hôtes d'hivernation, la Digitale (Robert et Rabasse, 1977). Dans cette note nous précisons un certain nombre d'autres caractères applicables en Bretagne et qu'il nous paraît très important de prendre en compte si on souhaite mettre au point des systèmes de prévisions de pullulation des pucerons et de dissémination des viroses.

*En premier lieu*, il faut rappeler que les hivers étant, en moyenne, relativement doux en Bretagne, il n'est pas possible de mettre en évidence un rôle des températures hivernales sur l'importance du vol de contamination de printemps, comme l'on fait Broadbent et Heathcote (1961) ou Gabriel, Nuckowski et Wislocka (1965) à propos de *M. persicae* ou sur l'importance des captures totales enregistrées sur les trois mois de mai-juin-juillet comme nous l'avons fait à propos de *Rhopalosiphum padi* (Robert et Rouzé-Jouan, 1975). Taylor (1977), discutant les équations de Watson *et al.* (1975) relatives à la dissémination des jaunisses de la Betterave transmises par *M. persicae*, montre, à la lumière des résultats de captures par pièges à succion du « Rothamsted Insect Survey », que la partie Sud-Ouest des Iles britanniques où cette espèce est fondamentalement anholocyclique semble paradoxalement défavorable à la survie des pucerons malgré ses hivers très doux ; il attribue en grande partie ce phénomène à une humidité excessive due à des précipitations abondantes. Il est vraisemblable qu'en Bretagne l'humidité de l'hiver exerce aussi une action défavorable mais nous pensons, contrairement à Taylor, que cette action est plutôt indirecte en favorisant les

facteurs de limitation naturelle tels que les champignons parasites (Entomophthorales) comme nous l'avons déjà montré pour une autre espèce de puceron, *Capitophorus horni* Börner, sur Artichaut (Robert, Rabasse et Rouzé-Jouan, 1972). Nous avons observé que l'incidence des mycoses semble d'ailleurs se produire très tôt pendant et après le vol de retour sur les hôtes d'hivernation, dès l'automne, tant que les températures sont encore assez élevées.

*En deuxième lieu* nous avons montré que des températures moyennes élevées lors des deux dernières décades d'avril peuvent dans certains cas (Rosporden) amplifier l'importance du vol de contamination. Cependant en favorisant de la même manière, par leur précocité, la reprise d'activité et la multiplication des Hyménoptères parasites (Robert et Rabasse, 1977) elles ont aussi une incidence indirecte à plus long terme puisque le vol de dissémination est le plus souvent supprimé.

*En dernier lieu*, dans le cas où le vol de contamination est faible et où les parasites n'interviennent que trop lentement et trop tardivement pour empêcher le vol de dissémination, il apparaît que la précocité de ce vol sera fonction des températures moyennes des deux dernières décades de juin.

En conclusion, nous disposons donc d'un certain nombre de paramètres exploitables pour la mise au point de systèmes prévisionnels. Il est évident que pour une recherche épidémiologique sur des viroses transmises par pucerons, ils ne fournissent qu'un apport limité pour la réalisation des schémas de prévision. Néanmoins leur utilisation, avec succès, à l'échelon de la pratique, prouve qu'ils sont certainement à placer parmi les premiers à prendre en considération pour l'enchaînement des processus épidémiologiques aboutissant à la dissémination des viroses.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Remerciements

Nous remercions vivement la Fédération nationale des Producteurs de Plants de pomme de terre de la région Bretagne et tous les Techniciens qui ont participé au relevé des pucerons dans les pièges.

## Summary

*Ecological researches on the aphids* Aulacorthum solani *KLTB*, Macrosiphum euphorbiae *Thomas and* Myzus persicae *Sulz. in the west of France.*

*I. — A study of flight activity in potato crops from* 1967 *to* 1976

The flight activity of three species of aphids known as potato virus vectors, *A. solani*, *M. euphorbiae* and *M. persicae* was studied during 10 years in different localities of Brittany, through operating yellow square water pans (60 × 60 cm) over potato crops. A study of the annual climatic diagrams (fig. 1) and of some climatic factors which may be of importance on the flight of aphids (fig. 2) is first given. Then different kinds of curves of flight activity, according to the relative importance of the spring contamination and the summer dissemination flights, may be produced from a survey of the catches of aphids (fig. 3, 4, 5). A correlation may be shown to occur between the sum of the mean temperatures of the last two decades of april and the total number of *A. solani* and *M. persicae* individuals caught in may (fig. 6) ; similarly, the warmer the last two decades of june, the earlier the dissemination flight (fig. 7). These key factors, combined with a good knowledge of the parasite incidence at different periods of the year, appear to be among the main elements to be taken into account in any forecasting system.

## Références bibliographiques


AUGIER de MONTGRENIER H., 1954. Recherches sur la rapidité de migration du virus de l'enroulement en direction des tubercules de pomme de terre. *C. R. Acad. agric. France*, **40,** 663-666.

ARENZ B., HUNNIUS W., 1959. Der Infektionserfolg bei Blattroll- und Y-Virus in Abhängigkeit vom Infektionszeitpunkt und von der Abwanderungsdauer. *Jb. Bayer Landw.*, **36,** 18-36.

BEEMSTER A. B. R., 1969. Virus translocation in two-stemmed potato plants. *Eur. Potato J.*, **12,** 20-25.

BEEMSTER A. B. R., 1958. Some aspects of mature plant resistance in the potato. *Proc. 3rd Conf. Potato Virus Diseases. Lisse-Wageningen*, 1957, 212-217.

BROADBENT L., 1953. Aphids and virus diseases in potato crops. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, **28,** 350-380.

BROADBENT L., HEATHCOTE G. D., 1961. Winged aphids trapped in potato fields, 1942-1959. *Ent. exp. appl.*, **4,** 226-237.

BURT P. E., HEATHCOTE G. D., BROADBENT L., 1964. The use of insecticides to find when leaf roll and Y viruses spread within potato crops. *Ann. appl. Biol.*, **54,** 13-22.

DAVIES W. M., 1935. Studies on aphides infesting the potato crop. III. Effect of variation in relative humidity on the flight of *Myzus persicae* Sulz. *Ann. appl. Biol.*, **22,** 106-115.

DAVIES W. M., 1936. Studies on the aphides infesting the potato crop. V. Laboratory experiments on the effect of wind velocity on the flight of *Myzus persicae* Sulz. *Ann. appl. Biol.*, **23,** 401-409.

DONCASTER J. P., GREGORY P. H., 1948. The Spread of virus diseases in the potato crop. *Agric. Res. Counc. Rep.*, 7 London H.M.S.O., 189 p.

JACOB F. H., 1944. A two year's survey of the potato aphides in the Northern Agricultural Advisory Province. *Ann. appl. Biol.*, **31,** 312-319.

KENNEDY J. S., 1950. Aphid migration and the spread of plant viruses. *Nature*, **165,** 1024-1025.

KENNEDY J. S., 1958. Physiological condition of the host plant and susceptibility to aphid attack. *Ent. exp. appl.*, **1,** 50-65.

KNUTSON K. W., BISHOP G., 1964. Potato Leafroll virus-effect of date of inoculation on percent infection and symptom expression. *Amer. Potato J.*, **41,** 227-238.

LARIVIÈRE G., VERDOU J. P., 1969. Contribution à l'étude du climat de la Bretagne. *Monographies Météor. nat.*, n° 73, 72 p.

ROBERT Y., 1971. Epidémiologie de l'Enroulement de la pomme de terre : capacité vectrice de stades et de formes des pucerons *Aulacorthum solani* KLTB., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. *Potato Res.*, **14,** 130-139.

ROBERT Y., 1976. Action de traitements insecticides endothérapiques sur la dissémination du virus de l'Enroulement de la pomme de terre en Bretagne. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **25,** 187-200.

ROBERT Y., RABASSE J. M., 1977. Rôle écologique de *Digitalis purpurea* L. dans la limitation naturelle des populations du puceron strié de la pomme de terre *Aulacorthum solani* KLTB. par *Aphidius urticae* Hal. dans l'Ouest de la France. *Entomophaga*, **22,** 373-382.

ROBERT Y., ROUZÉ-JOUAN J., 1975. Etude des populations ailées de pucerons des céréales, *Acyrthosiphon* (*Metopolophium*) *dirhodum* WLK, *A.* (*M.*) *festucae* WLK, *Macrosiphum* (*Sitobion*) *avenae* F., *M.* (*S.*) *fragariae* WLK et *Rhopalosiphum padi* L. en Bretagne de 1967 à 1975 : examen des possibilités de prévision des attaques. *C. R. Acad. Agric. France*, **16,** (Séance du 19 novembre 1975), 1006-1016.

ROBERT Y., ROUZÉ-JOUAN J., 1976. Activité saisonnière de vol des pucerons (*Hom. Aphididae*) dans l'Ouest de la France. Résultats de neuf années de piégeage (1967-1975). *Ann. Soc. ent. Fr.* (N. S.), **12,** 671-690.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZÉ-JOUAN J., 1972. Régulation naturelle des populations de *Capitophorus horni* Börner (*Hom. Aphididae*) par Hyménoptères *Aphidiidae* et Entomophthorales. *Entomophaga*, **17,** 59-69.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZÉ-JOUAN J., 1974. Sur l'utilisation des pièges jaunes pour la capture de pucerons en culture de pomme de terre. I. Influence de la hauteur de piégeage. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 349-372.

TAYLOR L. R., 1977. Migration and the spatial dynamics of an aphid, *Myzus persicae*. *J. Anim. Ecol.*, **46,** 411-423.

THOMAS I., VEVAI E. J., 1940. Aphis migration. An analysis of the results of five season's trapping in North Wales. *Ann. appl. Biol.*, **28,** 393-405.

WATSON M. A., HEATHCOTE G. D., LAUCKNER F. B., SOWAY P. A., 1975. The use of weather data and counts of aphids in the field to predict the incidence of yellowing viruses of sugar-beet crops in England in relation to the use of insecticides. *Ann. appl. Biol.*, **81,** 181-198.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 187-203.

# Lutte culturale contre les nématodes à kystes de la pomme de terre *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) et *G. pallida* (Stone) et perspectives de lutte intégrée

D. MUGNIERY

avec la collaboration technique de Madeleine OGER

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I.N.R.A., Centre de Recherches de Rennes*
*E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex*

## Résumé

Contre *Globodera rostochiensis* et *G. pallida*, on peut lutter efficacement par l'intermédiaire de moyens culturaux dont il faut connaître l'efficacité pour les utiliser correctement en lutte intégrée. Quelques-uns de ces moyens sont testés dans les foyers de Saint-Malo et de Noirmoutier. Les plantes non-hôtes font chuter annuellement les populations de 40 p. 100. Les variétés résistantes à la race A de *G. rostochiensis* ont une efficacité égale au taux d'éclosion des nématodes, évaluée ici à 85 p. 100 de mortalité. En utilisant des variétés-hôtes de pomme de terre précoces, on peut, tout en obtenant un rendement économique appréciable et parfois optimum, assainir les sols contaminés en récoltant très tôt. Les arrachages hâtifs détruisent l'intégralité des nématodes endoradiculaires et empêchent la formation d'une nouvelle génération. L'efficacité de cette dernière méthode est fonction du taux d'éclosion des kystes parentaux puisque la pomme de terre se comporte comme une culture piège. Le délai de végétation doit être strictement observé car un retard de quelques jours après la période critique donne le temps aux femelles de mûrir leurs œufs et d'assurer ainsi la pérennité de l'espèce.

Les nématodes à kystes de la pomme de terre, *Globodera rostochiensis* Wollenweber et *G. pallida* Stone ne reprennent massivement leur activité que sous l'action stimulante des exsudats radiculaires des Solanacées et en particulier de la pomme de terre. Dès l'éclosion, les larves quittent le kyste parental, migrent dans le sol à la rencontre des racines des plantes-hôtes, y pénètrent activement et s'y développent. Endoparasites sédentaires et obligatoires, les larves muent deux fois avant de devenir adultes. Fécondées, les femelles se transforment en kystes contenant des larves néoformées en arrêt de développement et assurent ainsi la contamination du terrain pour les années suivantes.

Le rôle prédominant des plantes-hôtes sur l'éclosion et le développement des nématodes et le caractère d'endoparasites sédentaires et obligatoires des larves et des femelles ont conduit de nombreux expérimentateurs à utiliser divers moyens culturaux destinés à empêcher ou limiter la multiplication des nématodes : les plantes non hôtes ne provoquent pas d'éclosion massive ; seul un pourcentage variant selon les régions de 18 p. 100 (Stone et coll., 1973) à 50 p. 100 (Stelter, 1970) éclôt spontanément et meurt. Les variétés résistantes à la race A de *G. rostochiensis* provoquent l'éclosion

massive des kystes, sont envahies par les larves infestantes mais s'opposent au développement des femelles. Après culture, le terrain se retrouve assaini dans une proportion qu'on évalue généralement à 80 p. 100. D'autres expérimentateurs tentent enfin d'utiliser les pommes de terres-hôtes comme plantes-pièges. Carlsson et Videgard (1971) sèment des petits tubercules sans valeur et détruisent les plantes formées au bout d'un mois : la mortalité des nématodes est estimée à 70 p. 100. Carroll et McMahon (1939) dans les conditions climatiques irlandaises estiment à 3, 4 ou 5 semaines selon l'époque de plantation, la durée de végétation à ne pas dépasser pour de telles plantes-pièges. Grainger (1962, 1964) en Ecosse, augmente ce délai en plantant tôt la variété *Epicure* qui pousse à basses températures avant l'éclosion des nématodes. Van der Brande et d'Herde (1964) en Belgique, par semis et récolte précoces de la variété *Eersteling*, font chuter de 93 p. 100 en 5 ans les populations du sol, ce qui correspond à une réduction annuelle moyenne de 42 p. 100.

En France, à Saint-Malo et à Noirmoutier, zones de production de primeurs, infestées respectivement par *G. pallida* race E et *G. rostochiensis* race A, chacun de ces types de lutte culturale : utilisation de plantes non hôtes, plantation de variétés résistantes, durée de végétation des plantes hôtes, a été testé de 1972 à 1975. Nous analyserons ici l'ensemble des résultats obtenus et les conséquences pratiques à en tirer pour la mise en place de lutte intégrée contre les nématodes à kystes de la pomme de terre.

## I. — Effet des plantes non hôtes et des jachères

Plantes non hôtes et jachères n'ont aucune influence sur l'éclosion des kystes. Cependant, une certaine proportion de larves sort de dormance et migre au hasard dans le sol. Il s'ensuit un pourcentage de mortalité que l'on estime généralement à 30-33 p. 100 en climat océanique (Huijsmann, 1961). A Saint-Malo et à Noirmoutier, il est possible de remplacer la traditionnelle culture de pomme de terre effectuée de février-mars à mai-juin par une plante non hôte. Pour ces deux zones, cette culture est généralement suivie d'une seconde culture de plante non hôte ou d'une jachère. L'efficacité de ces deux procédés sera donc testée.

### a) *Matériel et méthode*

A Saint-Malo en 1972, huit parcelles de 30 $m^2$ sont semées en betterave en mai et récoltées en août. En 1974, huit parcelles identiques sont semées en carottes en mars et récoltées en juillet. A Noirmoutier, en 1974, vingt parcelles de 20 $m^2$ sont semées en carotte en mars et récoltées en juillet.

Pour chaque parcelle, les échantillons de terre sont collectés avant culture, après culture et en février de l'année suivante, c'est-à-dire au moment où classiquement est effectuée la plantation des tubercules. Quarante prises élémentaires prélevées selon un quadrillage fixe constituent l'échantillon. Quand celui-ci comporte plus de mille kystes, le dixième est analysé après passage dans un homogénéiseur dérivé de celui décrit par Coolen et d'Herde (1972). Au cas inverse, tout l'échantillon est passé à l'élutriateur de Fenwick. Les kystes dénombrés sont écrasés pour en apprécier le contenu larvaire. Les résultats seront exprimés en kystes pour 100 g de sol sec (K/100 g) et en larves viables par gramme de sol (Lv/g).

b) *Résultats*

Les résultats bruts issus des analyses sont étudiés par l'analyse de régression entre populations exprimées en K/100 g et en Log Lv/g. Les comparaisons sont effectuées entre les échantillons prélevés avant et après culture, puis après culture et février de l'année suivante.

A Saint-Malo, entre mars et août, les coefficients de corrélation sont tous hautement significatifs et les pentes non différentes de 1 au seuil 5 p. 100. Il n'y a aucune diminution du nombre de kystes et la diminution du nombre de larves est de 16 p. 100 en 1972 et 15 p. 100 en 1974. L'ensemble de ces résultats conduit à une diminution de 16 p. 100 pour la durée d'une culture non hôte. A Noirmoutier, la même conclusion s'impose pour le critère K/100 g, mais la diminution hautement significative du nombre de larves est beaucoup plus importante, 42,5 p. 100.

La comparaison des effectifs entre août et février conduit à des conclusions différentes. Pour les deux zones, on n'observe pas de diminution en kystes, mais le nombre de larves baisse de 29,5 p. 100 à Saint-Malo et ne change pas à Noirmoutier.

L'effet cumulé d'une année de plante non-hôte-jachère aboutit finalement à des résultats comparables : baisse de 41 p. 100 à Saint-Malo pour *G. pallida*, de 42,5 p. 100 à Noirmoutier pour *G. rostochiensis*.

c) *Discussion*

Bien que les résultats globaux soient identiques quantitativement, les phénomènes ne sont pas les mêmes pour les deux espèces étudiées. Pour *G. pallida*, l'éclosion naturelle des nématodes est très faible pendant la durée de culture des plantes non hôtes qui correspond à l'époque traditionnelle où la pomme de terre aurait été implantée, puisqu'elle ne dépasse pas 16 p. 100. La réduction de population s'accentue durant le deuxième semestre puisqu'on obtient près de 30 p. 100 de réduction de populations. Ceci peut être dû à l'action conjuguée d'une certaine éclosion naturelle et de la mortalité des larves en dormance sous l'action des facteurs climatiques tels que la température et la sécheresse.

Pour *G. rostochiensis*, le taux d'éclosion en l'absence de plantes-hôtes, à l'époque où celles-ci auraient dû être implantées est beaucoup plus fort, de l'ordre de 42 p. 100. Par contre, pendant le deuxième semestre, il semble qu'aucune éclosion n'ait lieu et que l'influence des facteurs climatiques soit négligeable.

Globalement, pour les deux zones et les deux espèces de nématodes, une absence totale de pomme de terre conduit à une réduction annuelle de 40 p. 100. Pour un terrain infesté à 100 Lv/g, il faut attendre 5 ans pour se retrouver en dessous du seuil de nuisibilité estimé à 10 Lv/g (Mugniery, 1975). On conçoit que ce moyen de lutte utilisé seul intéresse assez peu les producteurs traditionnels de pommes de terre primeurs.

## II. — Effet des variétés résistantes

Il n'existe pas actuellement de variétés résistantes à *G. pallida*. Par contre, les variétés commerciales résistantes à la race A de *G. rostochiensis* sont nombreuses et

certaines telles la variété précoce Alcmaria sont susceptibles d'être cultivées par les producteurs de Noirmoutier. Activant l'éclosion des kystes, elles ne permettent que le développement des mâles, celui des femelles s'arrêtant avant ou après la première mue des larves. L'efficacité de telles variétés a donc été testée à Noirmoutier.

### a) *Matériel et méthodes*

En 1973, quarante parcelles de 20 m² moyennement à fortement infestées — de 20 à 100 Lv/g de sol — sont implantées en variété résistante Maryke. Trente-six de ces mêmes parcelles subissent la même culture en 1974. Comme les réductions de population consécutives à la première année sont fortes, le taux d'infestation varie de 1 à 15 Lv/g.

Les échantillons sont prélevés pour chaque parcelle avant et après culture. Les mêmes types de prélèvement et d'analyse décrits précédemment sont utilisés.

### b) *Résultats*

Nous étudierons de nouveau les résultats bruts par l'analyse des régressions entre populations avant culture et après culture exprimées en K/100 g et en Log Lv/g.

En ce qui concerne le nombre de kystes, il n'apparaît pas de diminution en première année de culture. Elle n'atteint que 9 p. 100 en deuxième année. Les résultats en Log Lv/g sont regroupés pour les deux années car aucune différence significative n'apparaît. La réduction moyenne annuelle de population est de 85 p. 100 et cette réduction est indépendante du niveau d'infestation initial.

### c) *Discussion*

On constate une efficacité extrêmement forte des variétés résistantes sur les populations de *G. rostochiensis* à Noirmoutier. Les larves ne pouvant atteindre le stade femelle, aucun individu de nouvelle génération n'est formé. Le taux de diminution des populations correspond donc au taux d'éclosion des kystes parentaux sous l'influence des exsudats radiculaires des Solanacées. Il faut remarquer l'absence de diminution du nombre de kystes en première année. Même vides, leur destruction par les facteurs biotiques et abiotiques est très réduite, puisqu'il faut atteindre la seconde année pour n'enregistrer que 9 p. 100 de baisse. Ceci confirme bien le fait que le critère K/100 g n'indique que la répartition des nématodes sur le terrain et l'ancienneté de l'infestation.

Par rapport à une culture de plante non hôte, il apparaît que l'utilisation de variétés résistantes est beaucoup plus intéressante. Certaines variétés intéressent les producteurs et l'assainissement du terrain est beaucoup plus prononcé. Cependant, la culture trop fréquente de telles variétés risque d'induire la création de races de nématodes plus agressives que la souche originelle et un tel procédé de lutte ne peut être recommandé sans réserves. Il convient de l'intercaler à des fréquences faibles, dans un système plus large de lutte intégrée.

TABLEAU 1

*Taux d'évolution en K/100 g et en Lv/g selon les dates de plantations et les dates de récoltes*

*a*) Cas de *G. pallida* à St-Malo

| Plantations | Récoltes | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 27/5 | | 3/6 | | 10/6 | | 17/6 | | 24/6 | | 1/7 | | 8/7 | | 15/7 | |
| 12/3 | 1,02 | 0,17 | 1,52 | 0,45 | 1,93 | 1,20 | 3,02 | 5,89 | 3,64 | 8,12 | 4,99 | 12,07 | 2,19 | 6,93 | 6,24 | 19,16 |
| | 0,93 | 0,27 | 1,03 | 0,43 | 1,24 | 1,03 | 1,85 | 2,74 | 1,33 | 1,01 | 1,71 | 4,64 | 1,47 | 1,90 | 1,44 | 0,70 |
| | 0,93 | 0,35 | 0,87 | 0,25 | 1,62 | 0,65 | 1,46 | 0,90 | 1,37 | 1,62 | 1,45 | 0,77 | 1,66 | 1,00 | | |
| | | | | | 1,21 | 0,59 | | | | | | | | | | |
| 19/3 | 1,44 | 0,35 | 1,26 | 0,55 | 2,61 | 1,60 | 1,87 | 3,26 | 1,48 | 6,74 | 2,24 | 9,89 | 2,00 | 7,57 | 2,60 | 5,03 |
| | 1,16 | 0,64 | 1,16 | 0,35 | 1,42 | 0,77 | 2,32 | 3,23 | 1,32 | 5,09 | 2,18 | 5,02 | 1,83 | 7,87 | 1,25 | 1,34 |
| | 1,19 | 0,33 | 0,85 | 0,42 | 1,25 | 0,61 | 1,62 | 0,54 | 0,91 | 0,55 | 1,40 | 1,02 | 0,94 | 0,83 | | |
| | | | | | 1,17 | 0,58 | | | | | | | | | | |
| 26/3 | 1,11 | 0,47 | 1,02 | 1,19 | 1,16 | 0,73 | 1,26 | 2,95 | 2,05 | 9,66 | 1,53 | 7,58 | 1,93 | 6,97 | 1,72 | 5,19 |
| | 1,11 | 0,56 | 1,01 | 0,44 | 1,26 | 0,48 | 1,00 | 1,11 | 1,33 | 4,89 | 1,63 | 3,28 | 1,38 | 6,67 | 1,94 | 4,20 |
| | 0,87 | 0,29 | 0,99 | 0,28 | | | | | 1,59 | 2,59 | 1,95 | 2,76 | 1,89 | 2,96 | 1,76 | 3,82 |
| | | | | | | | | | | | | | | | 2,17 | 2,26 |
| 2/4 | 1,19 | 0,62 | 1,02 | 0,26 | 1,32 | 1,33 | 1,45 | 1,11 | 1,33 | 1,37 | 1,96 | 3,80 | 1,42 | 3,17 | 1,46 | 2,96 |
| | 1,00 | 0,65 | 1,04 | 0,22 | | | | | 1,20 | 0,94 | 1,84 | 3,00 | 1,58 | 3,17 | 1,90 | 2,25 |
| | | | | | | | | | | | | | | | 1,34 | 2,00 |

*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier

| Plantations | Récoltes | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 21/5 | | 28/5 | | 4/6 | | 11/6 | | 18/6 | | 25/6 | | 2/7 | | 9/7 | |
| 3/3 | 1,34 | 0,08 | 1,63 | 0,10 | 1,57 | 0,41 | 1,38 | 5,05 | 1,50 | 1,66 | 1,57 | 6,85 | 2,59 | 16,48 | 1,70 | 7,93 |
| | 1,16 | 0,22 | 1,20 | 0,17 | 1,59 | 0,41 | 1,95 | 1,69 | 1,49 | 1,92 | 1,66 | 8,48 | 1,97 | 2,42 | 1,48 | 2,85 |
| | 0,90 | 0,12 | 1,05 | 0,11 | | | 1,49 | 2,02 | | | | | | | 1,17 | 0,63 |
| | | | | | | | | | | | | | | | 1,39 | 2,14 |
| 10/3 | 1,26 | 0,11 | 1,07 | 0,09 | 1,35 | 0,55 | 1,61 | 4,15 | 1,44 | 2,00 | 1,45 | 2,20 | 1,38 | 5,20 | 1,54 | 5,55 |
| | 1,00 | 0,18 | 0,91 | 0,11 | 1,28 | 0,65 | 1,44 | 3,87 | 1,67 | 1,48 | 1,17 | 1,69 | 1,49 | 3,29 | 1,68 | 4,39 |
| | 1,08 | 0,10 | 1,04 | 0,17 | 1,18 | 0,55 | 1,38 | 1,33 | | | 1,52 | 2,54 | 1,57 | 3,55 | 1,67 | 1,66 |
| 17/3 | 0,81 | 0,04 | 1,31 | 0,32 | 1,57 | 0,44 | 2,17 | 2,45 | 2,53 | 3,74 | 1,90 | 5,89 | 1,65 | 6,27 | 2,52 | 6,66 |
| | 1,13 | 0,33 | | | 1,34 | 0,52 | 1,47 | 0,71 | 1,87 | 4,16 | 1,39 | 2,70 | 1,77 | 4,61 | 1,48 | 1,80 |
| | 1,11 | 0,10 | | | 1,30 | 0,16 | 1,52 | 1,17 | 1,92 | 2,26 | 1,63 | 6,61 | 1,23 | 1,83 | | |
| | | | | | | | | | | | 1,32 | 1,73 | | | | |
| 24/3 | 0,91 | 0,06 | 1,23 | 0,11 | 1,11 | 0,42 | 1,26 | 0,58 | 1,51 | 4,70 | 1,47 | 7,44 | 1,19 | 0,68 | 1,46 | 4,09 |
| | 0,95 | 0,07 | 1,10 | 0,17 | 1,04 | 0,37 | 1,14 | 0,49 | 1,80 | 2,13 | | | | | 1,35 | 1,15 |

N. B. Les taux d'évolution en K/100 g sont situés à gauche des taux d'évolution correspondant aux Lv/g. Les résultats des diverses répétitions sont inscrits de haut en bas par ordre croissant de niveau initial d'infestation du sol.

## III. — Effet de la durée de végétation des pommes de terre hôtes

### A. — *Effet sur les nématodes*

Comme les variétés résistantes, les plantes-hôtes stimulent l'éclosion des nématodes qui pénètrent dans les racines, y évoluent et s'y multiplient. Mais le taux de multiplication dépend du type de variété choisie (Kort, 1966) et de la durée de végétation (Mugniery, 1976). Comme il s'agit d'un contexte de lutte intégrée, les variétés choisies seront celles qui multiplient moins bien les nématodes, c'est-à-dire des variétés précoces.

a) *Matériel et méthodes.*

Quatre-vingt-seize parcelles d'expérimentation sont plantées en pomme de terre, variété *Ostara* à Saint-Malo, variété *Sirtema* à Noirmoutier à quatre dates différentes : 12, 19, 26 mars et 2 avril 1975 à Saint-Malo sur des parcelles de 30 m², les 3, 10, 17 et 24 mars 1975 à Noirmoutier sur des parcelles de 6 m².

Huit récoltes hebdomadaires s'échelonnent à partir du 27 mai pour Saint-Malo et du 21 mai pour Noirmoutier.

Ces parcelles ont été cultivées en 1973 et 1974 en variétés non hôtes — hôtes hâtifs — tardifs et résistantes pour obtenir une infestation interparcellaire très hétérogène. Pour chaque couple date de plantation, date de récolte, deux à quatre parcelles sont choisies pour disposer de la gamme d'infestation la plus large possible.

Les échantillons de terre sont prélevés comme précédemment pour chaque parcelle avant culture et trois semaines après récolte.

Pour chaque zone et pour chaque date de plantation, deux parcelles témoins, peu infestées — moins de 20 Lv/g — et très infestées — plus de 100 Lv/g — sont plantées en pomme de terre. Deux plants de pommes de terre par parcelles témoins sont analysés chaque semaine par broyage-centrifugation (Gooris et d'Herde, 1972) pour suivre l'évolution des populations endoradiculaires et voir si celle-ci est ralentie ou non par des compétitions intraspécifiques.

b) *Résultats.*

Les résultats bruts d'analyse exprimés en K/100 g et en Lv/g sont présentés sous forme de taux d'évolution des populations « tx », c'est-à-dire le rapport des deux critères testés après et avant culture. Ces résultats figurent en tableau 1.

1) *Effet des « dates de plantations ».*

Pour chaque date de récolte, il n'existe, entre les quatre dates de plantations, aucune différence significative du taux d'évolution des populations, que ce soit pour le critère K/100 g ou pour le critère Lv/g.

Ceci s'explique très bien car les températures qui ont régné du 12 mars au 2 avril à Saint-Malo, du 3 au 24 mars à Noirmoutier ont été très basses interdisant presque tout départ de végétation. Les analyses de plants (tabl. 2) montrent que les différences

TABLEAU 2

*Date d'apparition des divers stades larvaires, adulte, et des œufs en fin de développement embryonnaire selon les dates de plantations*

| | Plantation du | $L_3$ | $L_4$ | Adulte | Oeufs développés |
|---|---|---|---|---|---|
| St-Malo | 12/3 | 21/4 | 28/4 | 5-12/5 | 10/6 |
| | 19/3 | 21/4 | 28/4 | 5-12/5 | 10/6 |
| | 26/3 | 21-28/4 | 28/4-5/5 | 5-12/5 | 10/6 |
| | 2/4 | 21-28/4 | 28/4-5/5 | 5-12/5 | 10/6 |
| Noirmoutier | 3/3 | 8/4 | 22/4 | 28/4 | 11/6 |
| | 10/3 | 15/4 | 28/4 | 28/4-6/5 | 11/6 |
| | 17/3 | 22/4 | 28/4-6/5 | 6/5-14/5 | 11/6 |
| | 24/3 | 22/4 | 28/4-6/5 | 14/5 | 11/6 |

d'apparition des stades larvaires endoparasites successifs, stade adulte et fin de l'embryogénèse, faibles dès le début s'atténuent avec le temps et deviennent nulles à la fin. On remarquera surtout que l'apparition des stades adultes qui correspondent aux premières fécondations potentielles s'effectue, à quelques jours près, à la même époque pour toutes les dates de plantations et que les premiers œufs complètement développés apparaissent tous au même moment. L'effet date de plantation n'a donc pas pu être jugé et nous analyserons l'effet « date de récolte » en regroupant les dates de plantations.

2) *Effet des « dates de récoltes ».*

Nous considérerons d'abord l'évolution comparative du nombre de kystes, puis celle du nombre de larves.

En ce qui concerne les kystes, il n'apparaît (tabl. 1) aucune modification des populations pour la première date de récolte et au contraire de fortes augmentations des effectifs pour les dernières dates. Le test de Student (tabl. 3) appliqué au critère K/100 g montre qu'à Saint-Malo, l'augmentation du nombre de kystes n'est effective qu'à partir du 10 juin, troisième date d'arrachage, qu'à Noirmoutier, cette augmentation se produit le 28 mai pour la deuxième récolte. Ceci indique qu'à Saint-Malo, jusqu'au 3 juin, les femelles néoformées, et qui existaient comme le prouve le tableau 2, n'ont pas pu continuer leur évolution. Lors de l'analyse de sol, on ne les retrouve pas ce qui veut dire que les kystes ne se sont pas formés. Pour Noirmoutier, on observe le même phénomène le 21 mai, mais le 28 mai, date du deuxième arrachage, l'augmentation du nombre de kystes est significative : les femelles néoformées les plus évoluées ont pu se transformer en kystes, indépendamment d'ailleurs de la viabilité de leur contenu. Dans le tableau 3, les coefficients de variation très élevés avant culture montrent l'hétérogénéité parcellaire du protocole expérimental. Cette hétérogénéité a été voulue pour éviter toute distorsion dans les résultats et leurs interprétations. On notera, en effet, quand il y a eu augmentation du nombre de kystes, que les coefficients de variation sont beaucoup plus faibles après culture, puisque toute augmentation est forcément bornée, ne pouvant conduire à l'obtention de populations

TABLEAU 3

*Analyse de l'évolution du nombre de kystes (K/100 g) avant et après culture selon les dates de récoltes*

*a*) Cas de *G. pallida* à St-Malo

| Récolte du | 27/5 | 3/6 | 10/6 | 17/6 | 24/6 | 1/7 | 8/7 | 15/7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| K/100 g avant culture | | | | | | | | |
| $\bar{m}$ | 278 | 297 | 213 | 221 | 308 | 226 | 265 | 256 |
| cv | 50 p. 100 | 43 p. 100 | 45 p. 100 | 56 p. 100 | 40 p. 100 | 47 p. 100 | 39 p. 100 | 46 p. 100 |
| K/100 g après culture | | | | | | | | |
| $\bar{m}$ | 295 | 299 | 284 | 332 | 418 | 402 | 409 | 427 |
| cv | 47 p. 100 | 38 p. 100 | 37 p. 100 | 35 p. 100 | 32 p. 100 | 33 p. 100 | 24 p. 100 | 36 p. 100 |
| ddl | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 |
| t | 1,35 | 0,23 | 7,34 *** | 7,09 *** | 5,64 *** | 10,65 *** | 7,21 *** | 8,13 *** |

*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier

| Récolte du | 21/5 | 28/5 | 4/6 | 11/6 | 18/6 | 25/6 | 2/7 | 9/7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| K/100 g avant culture | | | | | | | | |
| $\bar{m}$ | 330 | 320 | 287 | 283 | 293 | 298 | 282 | 278 |
| cv | 31 p. 100 | 30 p. 100 | 21 p. 100 | 22 p. 100 | 26 p. 100 | 25 p. 100 | 30 p. 100 | 29 p. 100 |
| K/100 g après culture | | | | | | | | |
| $\bar{m}$ | 347 | 372 | 375 | 417 | 491 | 440 | 439 | 425 |
| cv | 31 p. 100 | 31 p. 100 | 17 p. 100 | 10 p. 100 | 19 p. 100 | 20 p. 100 | 20 p. 100 | 22 p. 100 |
| ddl | 10 | 8 | 9 | 10 | 8 | 9 | 8 | 10 |
| t | 1,35 | 2,53 * | 6,05 *** | 10,20 *** | 12,45 *** | 9,90 *** | 7,44 *** | 10,72 *** |

infinies. Il était donc important de comparer des ensembles à coefficients de variation élevés et semblables.

En ce qui concerne l'évolution du nombre de larves, on remarque (tabl. 1) que les taux d'évolution, pour les deux premières dates de récoltes, sont très faibles et, à une exception près, inférieurs à l'unité. Dans les deux régions, il n'existe aucune différence significative entre les deux premières récoltes. De plus, il y a indépendance totale entre population initiale et taux d'évolution « tx » ; l'étude de la régression entre population initiale et population finale exprimée en Log Lv/g conduit à des coefficients de corrélation hautement significatifs — 0,92 avec 19 degrés de liberté (ddl) pour Saint-Malo, 0,72 avec 18 ddl pour Noirmoutier — et à des pentes non significativement différentes de 1 au seuil 5 p. 100. Ceci montre que pour les deux premières récoltes, même si certaines femelles atteignent le stade kyste, il n'y a aucune multiplication : ces récoltes se sont effectuées avant toute formation de larves de nouvelle génération. Les taux moyens d'évolution, 0,40 à Saint-Malo, 0,14 à Noirmoutier, correspondent à une mortalité de 60 p. 100 et 86 p. 100, puisqu'aucun individu de nouvelle génération n'a eu le temps d'être formé. Ces taux apparents de mortalité correspondent donc en fait aux taux d'éclosion des kystes parentaux.

L'effet des récoltes suivantes où (tabl. 1) il y a visiblement augmentation du nombre de larves sera étudié par l'analyse comparative des liaisons $Pf/Pi[(1 - te) + 10^{a+bPi}]$ où Pi et Pf représentent les populations initiales avant

TABLEAU 4

*Caractéristiques des régressions entre Population initiale et taux de multiplication en Lv/g*

*a*) Cas de *G. pallida* à St-Malo

| Récolte du | 10/6 | 17/6 | 24/6 | 1/7 | 8/7 | 15/7 | des 24/6, 1/7, 8/7, 15/7 cumulées |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Degrés de liberté | 9 | 7 | 9 | 9 | 9 | 9 | 42 |
| Coefficient de corrélation | — 0,620 * | — 0,967 ** | — 0,952 ** | — 0,968 ** | — 0,970 ** | — 0,953 ** | — 0,935 |
| Pente | — 0,005 7 | — 0,001 2 | — 0,012 1 | — 0,008 6 | — 0,008 7 | — 0,012 9 | — 0,010 1 |
| Ordonnée à l'origine | — 0,129 | + 0,772 | + 1,053 | + 0,985 | + 1,010 | + 1,213 | + 1,034 |

*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier

| Récolte du | 4/6 | 11/6 | 18/6 | 25/6 | 2/7 | 9/7 | des 18/6, 25/6, 2/7, 9/7 cumulées |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Degrés de liberté | 8 | 9 | 7 | 8 | 7 | 9 | 37 |
| Coefficient de corrélation | — 0,824 ** | — 0,917 ** | — 0,891 ** | — 0,850 ** | — 0,848 ** | — 0,819 ** | — 0,819 ** |
| Pente | — 0,018 2 | — 0,017 1 | — 0,008 5 | — 0,011 3 | — 0,014 6 | — 0,008 2 | — 0,009 9 |
| Ordonnée à l'origine | + 0,101 | + 0,887 | + 0,769 | + 0,953 | + 1,167 | + 0,844 | + 0,909 |

N. B. Les régressions étudiées sont du type :

Population initiale/Log. [taux de multiplication-(1-taux d'éclosion)].

culture et finales après culture en Lv/g, et te, le taux d'éclosion des kystes parentaux. Ces liaisons peuvent être comparées sous forme de régressions linéaires après la transformation du type Pi/Log[tx — (1 — te)] où tx est le taux d'évolution observé (Mugniery, 1976).

Les taux d'éclosion utilisés seront donc de 0,60 et 0,86 pour Saint-Malo et Noirmoutier.

A chaque date d'arrachage correspond une régression dont les caractéristiques sont représentées en tableau 4. Pour toutes sauf une, les coefficients de corrélation sont hautement significatifs. L'analyse de covariance montre que pour les deux régions aucune différence significative n'existe à partir de la cinquième époque de récolte, 24 ou 18 juin pour Saint-Malo et Noirmoutier. Il est donc justifié de regrouper les données des quatre derniers arrachages en un seul ensemble et de le comparer aux autres (fig. 1). L'analyse de covariance effectuée (tabl. 5) montre qu'il existe des

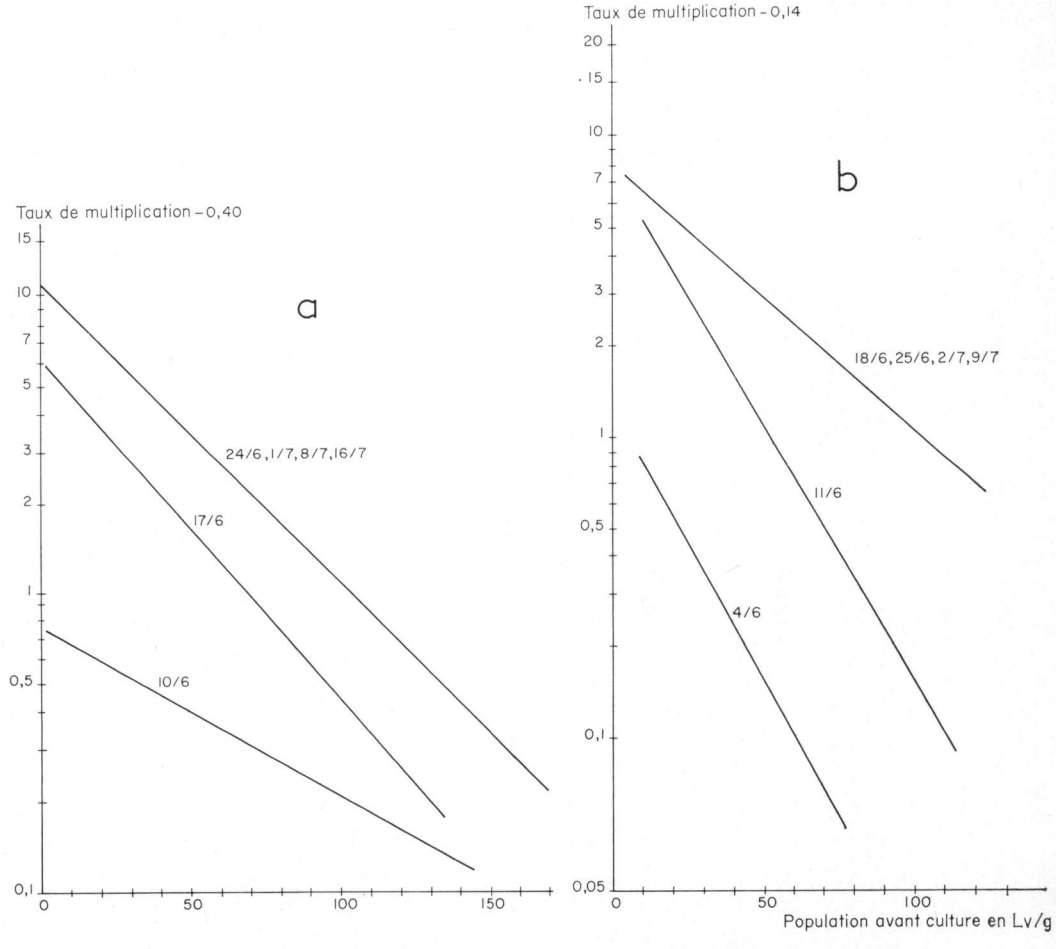



FIG. 1. — *Régressions linéaires entre populations initiales et taux de multiplication, selon les dates de récoltes.*

*a*) Cas de *G. pallida* à Saint-Malo.
*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier.

TABLEAU 5

*Analyse de covariance entre régressions caractéristiques des dates de récoltes*

| | Facteurs comparés | Variance | Pente | Ordonnée à l'origine |
|---|---|---|---|---|
| St-Malo | Récolte du 10/6 Récolte du 17/6 | $F_{7}^{9} = 4{,}90$ * | $F_{16}^{1} = 4{,}84$ | |
| | Récolte du 10/6 Récoltes des 24/6, 1/7, 8/7, 15/7 | $F_{42}^{9} = 3{,}11$ | $F_{51}^{1} = 6{,}66$ * | |
| | Récolte du 17/6 Récoltes des 24/6, 1/7, 8/7, 15/7 | $F_{42}^{7} = 1{,}58$ | $F_{49}^{1} = 1{,}38$ | $F_{50}^{1} = 35{,}80$ *** |
| Noirmoutier | Récolte du 4/6 Récolte du 11/6 | $F_{9}^{8} = 1{,}83$ | $F_{17}^{1} = 0{,}05$ | $F_{18}^{1} = 88{,}60$ *** |
| | Récolte du 4/6 Récoltes des 18/6, 25/6, 2/7, 9/7 | $F_{8}^{37} = 1{,}32$ | $F_{45}^{1} = 9{,}00$ ** | |
| | Récolte du 11/6 Récoltes des 18/6, 25/6, 2/7, 9/7 | $F_{9}^{37} = 1{,}05$ | $F_{46}^{1} = 5{,}82$ * | |

| | St-Malo | | | Noirmoutier | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Dates de récoltes ..... | 10/6 | 17/6 | 24/6, 1/7, 8/7, 15/7 | 4/6 | 11/6 | 18/6, 25/6, 2/7, 9/7 |
| Taux maximum de multiplication | 1,14 | 6,32 | 11,2 | 1,40 | 7,86 | 8,25 |

différences sensibles selon les régions. A Saint-Malo, à la troisième récolte (10 juin) correspond une régression de pente significativement différente des autres. Pour le quatrième arrachage, la multiplication des nématodes est significativement plus faible que pour les récoltes ultérieures. Pour Noirmoutier, aux troisième et quatrième arrachages (4 et 11 juin), correspondent des régressions parallèles et significativement écartées l'une de l'autre. Les relations graphiques existant entre populations initiale et finale, reconstituées à partir des régressions calculées sont représentées sur les figures 2*a* et 2*b*.

3) *Discussion.*

Il faut remarquer tout d'abord la différence importante existant entre les taux d'éclosion observés pour les deux régions. Une des raisons tient peut-être au fait que *G. pallida* éclôt moins bien que *G. rostochiensis* (Parrot et Berry, 1975). D'autre part la nature du sol entre certainement en ligne de compte : argilo-sableux à Saint-Malo, très sableux à Noirmoutier. Or on sait que pour des espèces voisines *Heterodera schachtii*, le taux d'éclosion diminue avec le taux d'argile (Wallace, 1956). Ces deux raisons combinées peuvent expliquer les différences d'éclosion observées. Il faut noter que ces résultats correspondent de très près à ceux enregistrés précédemment dans les mêmes parcelles d'expérimentation. A Noirmoutier, les variétés résistantes à la race A de *G. rostochiensis* ont conduit en 1973 et 1974 à des mortalités de 85 p. 100. Or ces variétés agissent également comme plantes-pièges puisqu'elles stimulent l'éclosion des kystes mais s'opposent au développement de femelles. De même, à Saint-

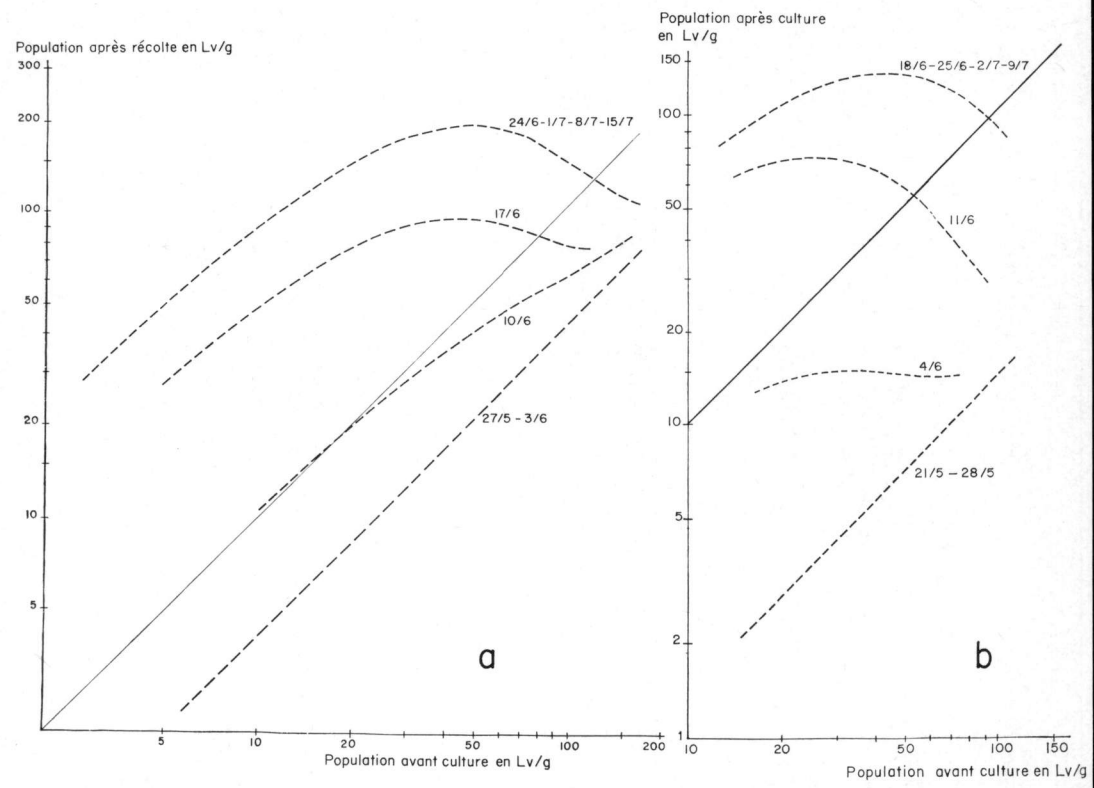



FIG. 2. — *Liaison entre population initiale et population finale selon les dates de récoltes.*

*a*) Cas de *G. pallida* à Saint-Malo.
*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier.

Malo en 1974, les arrachages les plus précoces n'avaient pas permis d'abaisser de plus de 60 p. 100 les populations de *G. pallida* confirmant ainsi les résultats de 1975 (Mugniery, 1976).

Pour les deux premières dates de récoltes, aucune larve de nouvelle génération n'a été formée même si certaines femelles ont pu se transformer en kyste. A la troisième date de récolte, les premières larves néoformées apparaissent, mais en nombre insuffisant pour contrebalancer la mortalité des individus issus des générations précédentes, sauf à Saint-Malo sur les parcelles très peu infestées. Ceci n'est d'ailleurs absolument pas dû à une rapidité plus grande d'évolution, par suite de l'absence de compétition intraspécifique, des individus situés dans les parcelles peu infestées : en effet, l'analyse de variance faite sur l'évolution des populations endoradiculaires ne montre pour *G. rostochiensis* ou *G. pallida* aucune différence entre parcelles peu contaminées et parcelles très contaminées. Il ne s'agit donc bien que de la balance entre la formation de larves de nouvelle génération et la mortalité des individus issus des larves parentales. Cependant l'augmentation du nombre de kystes est déjà très importante et on ne peut la différencier de celle observée lors des récoltes ultérieures. Les troisièmes récoltes ne sont donc effectuées très tôt au cours de l'em-

bryogénèse et seuls quelques œufs hâtivement fécondés ont pu aller jusqu'au terme. Le phénomène de multiplication est ensuite très rapide puisqu'à partir de la cinquième récolte, aucune différence significative n'apparaît. Ceci peut s'expliquer de la manière suivante : les femelles qui restent sur les débris de racines ne meurent pas tout de suite mais continuent à mûrir leurs œufs dont les plus évolués ont déjà terminé leur développement en date de la quatrième récolte (tabl. 2). Ce phénomène était déjà visible en 1975 à Saint-Malo (Mugniery, 1976). Or, on sait que sur gélose, des femelles fécondées, détachées de tout support nutritif parviennent à mûrir quelques œufs (Parrot, 1972). D'autre part, Sosa Moss (1966) parvient dans du liquide de Ringer à faire évoluer des œufs d'*H. avenae* depuis le stade deux blastomères jusqu'à l'entrée en dormance au stade infestant $L_2$. Ceci montre l'indépendance qualitative des œufs, depuis le stade zygote, vis-à-vis du milieu nutritif, mais la quantité d'œufs pondus par les femelles semble bien être en liaison directe avec leur support alimentaire.

Pour être efficaces, les récoltes hâtives doivent donc se faire entre le moment des premières fécondations que l'on peut prévoir sur le terrain (Mugniery, 1977) et l'apparition des premiers œufs embryonnés : opérées très tôt elles enlèvent le maximum de chance aux femelles d'évoluer ; plus tard, les premiers zygotes peuvent parvenir à maturité si les conditions adverses et en particulier la sécheresse ne s'y opposent pas ; effectuées à l'apparition des premiers œufs en fin de développement, la multiplication des nématodes est effective, mais inférieure à ce qu'elle est quand l'arrachage est effectué une semaine plus tard. On voit donc clairement qu'un décalage d'une semaine dans la date de récolte peut laisser le terrain soit complètement purgé de nématodes, soit tout autant contaminé qu'avant culture voire même davantage. Mais de toutes façons, l'efficacité potentielle de ce procédé cultural de lutte est fonction du taux d'éclosion naturel des nématodes en présence de plantes-hôtes, c'est-à-dire de l'espèce en question et de la texture du sol.

### B. — *Effet sur les rendements*

Puisqu'il faut raccourcir la durée de végétation, l'utilisation de pommes de terre hôtes comme plantes-pièges se fait au détriment des rendements. Les premières expérimentations faites sur ce sujet ne les prenaient même pas en considération et Grainger (1964) utilisait le biais d'une variété végétant à basse température pour obtenir des rendements satisfaisants.

L'analyse des rendements parcellaires a été faite, cette fois-ci, par date de plantation. On sait en effet que si la température suffit à elle seule pour estimer l'évolution des nématodes (Mugniery, 1977), les conditions climatiques température, humidité qui règnent à la plantation ont des effets marqués sur les rendements. Comme l'importance de l'infestation du sol agit également sur les dégâts, une régression multiple à deux facteurs, durée de végétation en semaines et infestation du sol en Log Lv/g a été étudiée. Compte tenu du seuil d'apparition des dégâts antérieurement évalué à 10 Lv/g de sol et de la régression linéaire liant au-delà de ce seuil le niveau de contamination du sol avant culture exprimé en Log Lv/g et les rendements (Mugniery, 1975), le facteur Log Lv/g est utilisé et toutes les parcelles d'infestation inférieure au seuil ont été ramenées à 10 Lv/g. Le facteur temps estimé par semaines de végétation est utilisé sous forme parabolique. De toutes les régressions étudiées, celles qui expli-

quent le maximum d'erreur totale sont de la forme : Rendement $= a + bt + ct^2 + \alpha$ Log Lv/g, dont on trouvera les caractéristiques dans le tableau 6. Dans tous les cas, l'influence de la durée de végétation et de l'infestation du sol est significative ou hautement significative.

On remarquera que pour les deux régions étudiées, les nématodes ont eu une influence variable selon la date de plantation. A Noirmoutier où le sol très sableux s'assèche rapidement, le coefficient d (tabl. 6), indice de l'influence des nématodes est très élevé pour la dernière plantation qui a le plus souffert de la sécheresse. La même constatation s'impose mais avec moins d'amplitude à Saint-Malo. C'est pour la troisième date de plantation qui a souffert le moins du froid en mars et de la sécheresse en mai-juin, que l'influence des nématodes est la plus faible.

TABLEAU 6

*Caractéristiques de la liaison entre rendement en T/ha, durée de végétation en semaines et population initiale en Log Lv/g*

| | Date de plantation | Coefficient de corrélation | a | b | c | d | F |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| St-Malo | 12/3 | 0,927 | — 113,2 | 18,0 | — 0,55 | — 6,5 | $F^{2}_{19}$ 36,9 ** |
| | 19/3 | 0,960 | — 70,8 | 14,3 | — 0,45 | — 11,2 | $F^{2}_{21}$ 77,5 ** |
| | 26/3 | 0,925 | — 96,2 | 18,1 | — 0,62 | — 7,6 | $F^{2}_{20}$ 37,6 ** |
| | 2/4 | 0,961 | — 65,2 | 14,4 | — 0,52 | — 8,0 | $F^{2}_{13}$ 48,3 ** |
| Noirmoutier | 3/3 | 0,839 | — 113,3 | 18,5 | — 0,59 | — 3,9 | $F^{2}_{19}$ 14,3 ** |
| | 10/3 | 0,922 | — 60,6 | 12,4 | — 0,38 | — 8,4 | $F^{2}_{21}$ 37,8 ** |
| | 17/3 | 0,849 | — 87,4 | 16,3 | — 0,58 | — 1,1 | $F^{2}_{19}$ 14,7 ** |
| | 24/3 | 0,945 | — 60,1 | 13,9 | — 0,54 | — 7,2 | $F^{2}_{11}$ 27,8 ** |

N. B. Les régresions étudiées sont de la forme :
Rendement : $a + bt + ct^2 + d$ Log Lv/g
où t désigne la durée de végétation en semaines.

L'ensemble de ces régressions est représentée (fig. 3*a* et 3*b*) sous forme d'abaque pour trois cas de contamination des sols 10, 50 et 100 Lv/g de sol. Les courbes afférentes à 10 Lv/g de sol correspondent au potentiel maximum de production des variétés utilisées pour une récolte effectuée à un moment donné. Ce sont les plantations effectuées vers le 9 mars pour Saint-Malo et le 10 mars pour Noirmoutier qui ont donné les rendements maxima. On voit l'importance prise par les nématodes en 1975 sur les rendements et l'on conçoit qu'un système de récolte hâtive est d'autant plus intéressant que le sol est peu contaminé puisque l'on se situe encore loin du rendement maximum prévisible. Mais, compte tenu du cours de la pomme de terre en 1975, le rendement économique maximum se situait pour les deux régions entre la deuxième et la troisième date de récolte, c'est-à-dire entre un assainissement maximum du terrain et un léger début de multiplication, très inférieure à la mortalité générale des populations infestantes.

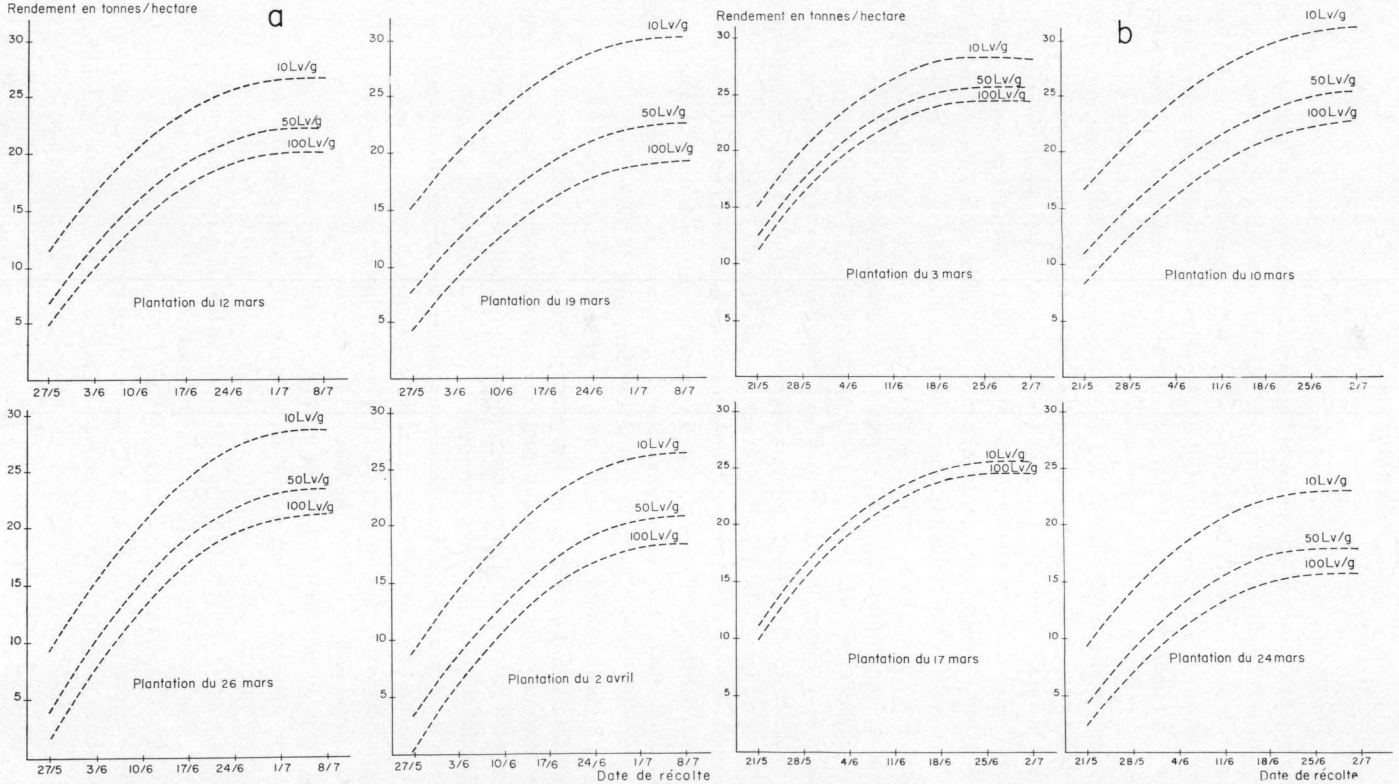



FIG. 3. — *Relation entre rendement, durée de végétation et trois niveaux d'infestation du sol.*

*a*) Cas de *G. pallida* à Saint-Malo.
*b*) Cas de *G. rostochiensis* à Noirmoutier.

## Conclusion

Des diverses méthodes de lutte culturale analysées ici, on peut tirer un certain nombre de conclusions quant à leur efficacité et leurs limites vis-à-vis des nématodes, et de leur intérêt économique. Les cultures de plantes non hôtes aboutissent à des réductions importantes de nématodes puisque 40 p. 100 des individus infestants meurent sans avoir occasionné de dommages. Il faut cependant attendre plusieurs années pour atteindre une efficacité voisine de celle d'un traitement de sol et ce procédé ne peut être utilisé à plein temps par les producteurs traditionnels de pomme de terre.

La culture de variété résistante, quand elle est possible, c'est-à-dire quand on a affaire à *G. rostochiensis* race A, est extrêmement intéressante dans la mesure où la variété intéresse les producteurs ce qui peut être le cas de la variété Alcmaria. Il faut cependant savoir, que plantées sur des sols infestés, le rendement de telles variétés chute selon le niveau de contamination des sols,. Ce n'est qu'en deuxième année que l'on peut espérer des rendements optima. Mais ce procédé de lutte est limité par la facilité qu'ont les nématodes de créer des races agressives et on compte qu'en neuf ans de cultures ininterrompues de telles variétés résistantes, l'ensemble de la population aura été remplacé par une race aggressive (Huijsmann, 1970). Cependant, utilisées comme remède sur terrains très infestés et protégées pour leurs rendements par des traitements à doses modérées, elles laissent un sol dont la contamination est inférieure au seuil de nuisibilité (Caubel, Mugniery et Rivoal, 1975).

L'utilisation de variété hôte comme plante piège ne peut être conseillée par suite des chutes prévisibles de rendements. On les intercalera, en lutte intégrée, après assainissement du sol par l'un des moyens décrits ci-dessus. Ce procédé est encore délicat à programmer car dès la fécondation des femelles de *Globodera rostochiensis* et de *G. pallida*, l'embryogenèse débute activement et se poursuit jusqu'à ce que, dans les œufs formés dans les femelles, les larves infestantes soient complètement formées ; dans cet intervalle, la récolte du végétal peut conduire à la destruction totale de la génération en formation ou à l'accomplissement d'une partie ou de la totalité de celle-ci. Les récoltes les plus précoces conduisent à des mortalités de parasites correspondant au taux d'éclosion des kystes parentaux. Selon les régions et les espèces de nématodes, l'efficacité de cette méthode culturale varie. A Noirmoutier, avec *G. rostochiensis*, cette efficacité est celle d'un très bon traitement nématicide, à Saint-Malo avec *G. pallida* elle est moins intéressante de moitié et il faut donc compter deux années de récolte hâtive pour parvenir au même résultat. Cette méthode est encore délicate à utiliser car une semaine de retard dans la récolte conduit à une forte multiplication des nématodes. La prévision du degré de développement des populations endoradiculaires basée sur les constantes thermiques (Mugniery, 1977) doit permettre, en le rendant plus précis, la généralisation de ce procédé de lutte. Contraire à l'optique d'un rendement maximum en T/ha, celui-ci n'est pas antiéconomique pour des régions productrices de primeurs. Il convient naturellement de n'utiliser que des variétés tubérisant tôt : la variété *Sirtema* se prête particulièrement bien à ce procédé, la variété *Ostara* qui tubérise plus tardivement, un peu moins bien.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Cultural methods control for* Globodera rostochiensis *Wollenweber and* G. pallida *Stone and outlook on integrated control*

It is possible to control *G. rostochiensis* and *G. pallida* by the use of cultural methods the efficiency of which has to be measured in view of integrated control. Some of practical cultural methods are tested here from experiments in Saint-Malo and Noirmoutier. After non-host plants, mortality of nematodes is about 40 p. 100 per year. The efficiency of varieties resistant to *G. rostochiensis* A is exactly equal to the percentage of hatching of cysts and evaluated at 85 p. 100 in Noirmoutier. Then, the biological and economical possibilities of trap-cropping potatoes is discussed. The use of mathematical models of dynamic of potato-cyst eelworm population exhibits statistical differences beetween successive harvest periods. With very early harvest period, the efficiency of trap-cropping is function of hatching rates of nematodes and differences in such a hatching rate is demonstrated between *G. rostochiensis* and *G. pallida*. No differences are shown between late harvest periods because females are able to survive and mature on the remains of roots. In using early potatoes, trap-cropping is economically possible. Mathematical relations between yield, length of vegetation and rate of soil infestation show that maximum efficiency may agree with optimum economic yield.


## Références bibliographiques


Van der BRANDE J., d'HERDE C. J., 1964. Phenological control of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.). *Nematologica*, **10,** 25-28.

CARLSSON B., VIDEGARD G., 1971. Control of potato cyst nematodes by means of a trap-crop. *Potatis*, 30-32.

CARROLL J., Mc MAHON E., 1939. Experiments on trap cropping with Potatoes as a control measure against Potato Eelworm (*Heterodera schachtii*). *J. Helminth*, **17,** 101-119.

CAUBEL G., MUGNIERY D., RIVOAL R., 1975. Lutte intégrée en culture de pommes de terre et de céréales : cas des nématodes. *Sci. Agron. Rennes*, 101-106.

COOLEN W. A., d'HERDE C. J., 1972. A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue. Publication of the State Nematology and Entomology Research Station, Merelbeke, Belgium.

GOORIS J., d'HERDE C. J., 1972. A method for the quantitative extraction of eggs and second stage juveniles of *Meloidogyne* ssp from soil. Publication of the State Nematology and Entomology Research Station, Merelbeke, Belgium.

GRAINGER J., 1962. Host, Parasite and Man in crop disease. *Medel. Landb. hogesch.* Gent., 27-671.

GRAINGER J., 1964. Factors affecting the control of eelworm diseases. *Nematologica*, **10,** 5-20.

HUIJSMANN C. A., 1961. The influence of resistant potato varieties on the soil population of *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica*, **6,** 177-180.

HUIJSMANN C. A., 1970. Resistance as a mean of control against potato root eelworm. EPPO. Conf. on Soil born pathogenes Arhnem 3-5 nov. 1970.

KORT J., 1966. The occurrence of mixture of pathotypes in *Heterodera rostochiensis* Woll. *Meded. Landb. Hogesch.* Gent. **31,** 601-608.

MUGNIERY D., 1975. Importance des dégâts provoqués par les nématodes à kystes de la pomme de terre, *H. rostochiensis* Woll. et *H. pallida* Stone. *C. R. Acad. Agric.* (séance du 4 juin 1975), 636-644.

MUGNIERY D., 1976. Etablissement d'un modèle de dynamique de population d'*Heterodera pallida* Stone : applications à un cas pratique de lutte intégrée. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8,** 315-329.

MUGNIERY D., 1977. Vitesse de développement de deux nématodes à kystes de la pomme de terre, *Globodera rostochiensis* Wollenwebber et *G. pallida* Stone (sous presse).

PARROT D. M., 1972. Mating of *Heterodera rostochiensis* pathotypes. *Ann. appl. Biol.*, **71,** 271-273.

PARROT D. M., BERRY M. M., 1975. Hatching of encysted eggs. Report of the Rothamsted Experimental Station, part I, 198.

SOSA MOSS C., 1966. Contribution à l'étude d'un nématode phytoparasite *Heterodera avenae* Woll. *Thes. Fac. Sci.*, Paris, 68-75.

STELTER H., 1970. Eine populations dynamische Studie über type A des Kartoffelnematoden. *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nachrichtenhl. dtsch. Pflanzenschutz dienst.* Berl., **24,** 27-32.

STONE L. E. W., WEBLEY D. P., LEWIS S., EVANS E. G., 1973. The persistence of potato cyst eelworm (*Heterodera pallida* Stone) under different non-host regimes. *Plant. Pathol.*, **22,** 181-183.

WALLACE H. R., 1956. The effect of soil structure on the emergence of larvae of the beet eelworm. *Nematologica*, **1,** 145-146.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 205-219.

# L'activité oophage de la myrmécofaune dans différents milieux du Mont Ventoux (Vaucluse) (1)

A. BENOIS, P. DU MERLE *, J. P. LAFONT et J. P. MARRO **

* *Station de Recherches de Lutte Biologique et de Zoologie, I. N. R. A., Centre de Recherches d'Antibes Boulevard du Cap, 06602 Antibes*

** *Station de Zoologie forestière, I. N. R. A., Centre de Recherches d'Avignon avenue Vivaldi, 84000 Avignon*

## Résumé

L'activité oophage des Fourmis a été étudiée en 1972 et 1973 dans huit stations du Mont Ventoux. On a utilisé à cet effet des « pièges » consistant en des coupelles de verre posées sur le sol et garnies d'œufs d'*Anagasta kuehniella*. Ces expérimentations, complétées par diverses autres observations, montrent que treize espèces au moins de Fourmis manifestent un comportement oophage. Celui-ci est particulièrement accusé chez *Lasius niger*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti*, *Leptothorax unifasciatus* et *Myrmica sabuleti*, ainsi sans doute que chez *Myrmica specioides*. L'activité oophage globale de la myrmécofaune se fait sentir depuis le mois d'avril jusqu'au début du mois d'octobre, tout au moins à basse altitude. Les périodes d'activité des diverses espèces diffèrent toutefois sensiblement. L'observation d'un prédatisme non négligeable des œufs de divers Diptères Bombylides par les Fourmis dans les conditions naturelles prouve qu'*Anagasta kuehniella* ne constitue pas, loin de là, un cas particulier. Il y a donc tout lieu de penser que la myrmécofaune exerce dans la plupart des milieux une pression importante sur les populations d'œufs de certains Arthropodes. L'accent est enfin mis sur l'intérêt de la méthode utilisée pour l'étude, dans la nature, de divers problèmes posés par les Fourmis (rythmes d'activité, strates exploitées, rayon d'action, compétition).

De premières observations ont révélé que les œufs d'insectes reposant en surface du sol peuvent être l'objet d'une prédation importante de la part de diverses espèces de Fourmis. Ces observations portaient d'une part sur les œufs du Diptère Bombylide *Villa brunnea* Beck. (Du Merle, 1972), d'autre part sur ceux du Lépidoptère Pyralide *Anagasta kuehniella* Zell. (Benois et Marro, 1973).

Plusieurs séries d'expériences réalisées en 1972 et en 1973 au Mont Ventoux (Vaucluse), dans un certain nombre de milieux écologiquement différents, apportent des précisions sur l'importance et les fluctuations saisonnières de cette activité oophage de la myrmécofaune.

## 1. — Lieux d'étude, matériel et méthodes

### 1.1. — *Lieux d'étude*

Les expériences se sont déroulées dans huit stations échelonnées le long de l'arête occidentale du Ventoux, entre 540 et 930 m d'altitude. Ce sont toutes des pelouses

(1) Travail réalisé dans le cadre de l'action concertée « Equilibres biologiques au Mont Ventoux » (aide à la recherche D. G. R. S. T. n° 7270219).

proches de peuplements forestiers représentés principalement par des boisements de Pin noir d'Autriche. Nous les désignerons par les dénominations abrégées *PSJ*, *PZe*, *PZo*, *PC*, *SU*, *TE*, *RAe* et *RAo*, qui correspondent respectivement aux lieux-dits suivants : Portail-Saint-Jean, Pouzarade (pelouses est et ouest), Pas de la Cadière, Sueil, Tête de l'Emine, Ramayettes (pelouses est et ouest). Les altitudes de ces stations figurent sur le tableau 1.

Les stations *PSJ*, *PZe*, *PC*, *TE* et *RAe* ont été étudiées en 1972, les stations *PZe*, *PZo*, *PC*, *SU*, *TE* et *RAo* en 1973 ; les trois stations *PZe*, *PC* et *TE* ont donc été étudiées 2 années de suite.

TABLEAU 1

*Les peuplements de Fourmis des huit stations : fréquences centésimales des colonies de chaque espèce* (+ = quelques individus isolés ont seuls été observés ; A = seules des colonies arboricoles ont été observées). Les espèces oophages sont signalées par un astérisque

| Station | *PSJ* | *PZe* | *PZo* | *PC* | *SU* | *TE* | *RAe* | *RAo* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Altitude (en m) | 540 | 600 | 600 | 700 | 720 | 830 | 930 | 910 |
| Nbre de colonies non arboricoles recensées | 108 | 97 | 67 | 66 | 41 | 55 | 50 | 65 |
| * *Myrmica sabuleti* Mein. | . | . | . | . | 2 | . | 10 | 18 |
| * *Myrmica specioides* Bondr. | . | 1 | 1 | 1 | . | . | . | . |
| * *Aphaenogaster gibbosa* Latr. | . | 1 | 1 | 1 | . | 9 | 10 | 8 |
| *Messor rufitarsis* F. | 2 | 6 | 1 | 1 | . | 2 | 4 | . |
| * *Pheidole pallidula* Nyl. | 22 | 14 | 1 | 1 | . | . | 2 | . |
| * *Crematogaster auberti* Em. | 1 | 1 | 10 | 6 | . | 46 | . | . |
| * *Crematogaster scutellaris* Oliv. | 2 | A | A | . | . | . | . | . |
| *Crematogaster sordidula* Nyl. | 2 | 1 | . | . | . | . | . | . |
| * *Diplorhoptrum fugax* Latr. *s. l.* | 1 | 1 | 1 | 1 | 12 | 3 | 4 | 14 |
| *Myrmecina graminicola* Latr. | . | . | . | . | 2 | . | . | . |
| *Leptothorax affinis* Mayr | . | . | . | . | . | . | A | A |
| *Leptothorax grouvellei* Bondr. | . | . | . | . | . | . | . | + |
| *Leptothorax kraussei* Em. | A | A | A | . | . | . | . | . |
| *Leptothorax lichtensteini* Bondr. | 1 | . | . | . | . | . | . | . |
| *Leptothorax niger* Forel. | 1 | + | 1 | . | . | + | . | . |
| *Leptothorax nylanderi* Först. | . | . | . | A | . | . | . | . |
| *Leptothorax parvulus* Schenck | . | . | . | + | . | . | . | . |
| *Leptothorax rabaudi* Bondr. | A | . | . | A | . | . | . | . |
| *Leptothorax racovitzai* Bondr. | . | 1 | 1 | 1 | 2 | 5 | 4 | 1 |
| *Leptothorax tuberum* F. | . | . | . | . | 2 | 9 | 2 | 1 |
| * *Leptothorax unifasciatus* Latr. | 1 | 1 | 6 | 1 | 2 | . | . | 1 |
| * *Tetramorium caespitum* L. | . | 4 | 1 | 8 | 2 | 11 | 2 | 5 |
| * *Tapinoma erraticum* Latr. | . | . | . | . | 10 | 2 | 8 | 3 |
| * *Plagiolepis pygmaea* Latr. | 5 | 2 | 7 | 3 | 2 | 9 | 2 | 3 |
| *Camponotus aethiops* Latr. | + | 10 | 4 | 3 | + | 2 | 40 | 32 |
| *Camponotus lateralis* Oliv. | 1 | + | + | 3 | . | . | . | + |
| *Camponotus piceus* Leach | 4 | 2 | + | + | + | . | + | 8 |
| *Camponotus sylvaticus* Oliv. | 11 | . | . | . | . | . | . | . |
| *Colobopsis truncatus* Spin. | A | A | A | A | . | . | A | A |
| * *Lasius alienus* Först. | . | . | . | . | . | . | 8 | 1 |
| *Lasius flavus* F. | . | . | . | . | 2 | . | . | . |
| * *Lasius niger* L. | 44 | 41 | 58 | 65 | 56 | . | . | + |
| *Formica cunicularia* Latr. | . | . | . | . | 2 | . | 2 | 1 |
| *Formica gagates* Latr. | . | . | . | . | . | . | 2 | 3 |
| *Cataglyphis cursor* Fonsc. | 3 | 12 | . | 1 | . | 2 | + | . |

Il sera parfois fait mention également d'une expérimentation menée en 1974 dans une neuvième station (*Mlh* = Haute combe de Milan : 650 m d'altitude), dans le but d'analyser le fonctionnement saisonnier d'un système « clairière-lisière-forêt ». Les résultats de cette expérimentation, identique quant aux méthodes à celles des deux années précédentes, sont exposés en détail par ailleurs (Du Merle et *al.*, 1978).

C'est à proximité de la station *PZe* que s'est déroulée, en 1971, l'expérience relatée par Benois et Marro (1973). Nombre des espèces qu'ils mentionnent étaient malheureusement mal identifiées, et il convient de rectifier *Aphaenogaster subterranea* Latr. en *A. gibbosa* Latr., *Leptothorax exilis* Em. en *L. unifasciatus* Latr., *Leptothorax affinis* (*tuberum*) en *L. racovitzai* Bondr., *Myrmica ruginodis* Nyl. et *Myrmica scabrinodis* Nyl. en *M. specioides* Bondr., *Proformica nasuta* Nyl. en *Cataglyphis cursor* Fonsc., et de supprimer de la myrmécofaune citée *Formica fusca* L. et *F. rufa*. Etant données les difficultés soulevées par la taxonomie du genre *Diplorhoptrum*, il vaut mieux, en outre, rapporter à *D. fugax* Latr. *s. l.* l'espèce dénommée *D. monticola* Bern. par Benois et Mazzo (1973) et par Du Merle (1972).

### 1.2. — *Matériel et méthodes*

Le tableau 1 donne la composition des peuplements de Fourmis des 8 stations, définie selon des méthodes exposées par ailleurs (Du Merle, 1978).

La méthode utilisée pour analyser l'activité oophage des Fourmis est celle mise au point par Benois et Marro (1973). Elle repose sur l'utilisation de « pièges » approvisionnés en œufs d'*Anagasta kuehniella*, la Pyrale de la farine.

Ces pièges consistent en une coupelle de verre (« verre de montre ») de 6 cm de diamètre, reposant directement sur le sol. La coupelle est entourée de trois ou quatre grosses pierres et le tout est recouvert d'une pierre plate pour éviter le dessèchement des œufs en plein été et les abriter de la pluie.

Huit pièges ont été disséminés dans chaque station.

Les stations ont été étudiées simultanément durant plusieurs jours d'affilée à quatre époques de l'année : avril, juin, juillet et septembre. Les campagnes de piégeage se sont déroulées de la façon suivante. Le premier jour, les coupelles ont été garnies de trois cents œufs d'*A. kuehniella* (soit un total de deux mille quatre cents œufs par station). Puis, toutes les 12h environ (au cours de la matinée, puis au cours de l'après-midi), chaque coupelle a fait l'objet d'un relevé au cours duquel on a estimé (en pourcentage) le nombre des œufs disparus depuis le relevé précédent, identifié les Fourmis surprises en train de prélever des œufs, éliminé les œufs épargnés, et enfin réapprovisionné la coupelle avec un nouveau lot de trois cents œufs.

En 1972, les campagnes de piégeage ont comporté trois relevés en avril, quatre en juin, cinq en juillet et trois en septembre ; en 1973, elles ont comporté trois relevés en avril, cinq en juin, juillet, septembre. Les emplacements des pièges sont restés les mêmes tout au long de chaque année, mais les pièges étaient retirés entre chaque campagne de piégeage.

Le tableau 2 mentionne les dates des campagnes de piégeage, ainsi que les conditions de température correspondantes, fournies par un poste météorologique implanté non loin de la station *PC*, à 720 m d'altitude.

TABLEAU 2

*Dates des campagnes de piégeage. Les conditions de température correspondantes* (en °C) *à 720 m d'altitude* ($t_m$, $t_M$, $t_x$ = températures minimale, maximale, moyenne)

| | | $t_m$ | $t_M$ | $t_x$ |
|---|---|---|---|---|
| 1972 | 25-27. IV | — 1,0 | 14,1 | 7,2 |
| | 13-15. VI | 10,3 | 15,0 | 12,5 |
| | 25-28. VII | 11,0 | 25,6 | 18,4 |
| | 26-28. IX | 6,1 | 17,2 | 11,5 |
| 1973 | 25-27. IV | 2,9 | 15,5 | 9,8 |
| | 18-21. VI | 6,4 | 24,3 | 16,1 |
| | 23-26. VII | 9,7 | 20,0 | 15,0 |
| | 17-20. IX | 8,5 | 20,0 | 14,6 |

### 1.3. — *Remarques relatives à l'analyse des résultats*

Il faut tout d'abord souligner que nous n'avons jamais observé d'autres insectes que les Fourmis en train de prélever des œufs dans les coupelles.

La méthode adoptée ne permet pas de déterminer directement le nombre des œufs dérobés par chaque espèce. Il apparaît toutefois qu'au cours d'une même campagne de piégeage, chaque coupelle n'est, en règle générale, fréquentée de façon importante que par une seule espèce de Fourmi : sur les trois cent cinquante-deux séries saisonnières d'observations dont ont fait l'objet les différentes coupelles en 1972 et 1973, il n'y en a eu que vingt-quatre au cours desquelles plus d'une espèce de Fourmi (en l'occurrence, deux ou trois) ont été observées prélevant les œufs d'une même coupelle.

Ce phénomène permet d'estimer le rôle joué par chaque espèce (tabl. 4 et 5). Pour une même série saisonnière d'observations portant sur une coupelle donnée, trois cas sont possibles :

— Aucune Fourmi n'a été observée prélevant des œufs dans la coupelle : la disparition des œufs ne peut être attribuée à aucune espèce définie.

— Les ouvrières observées prélevant des œufs dans la coupelle appartenaient toutes à la même espèce : le prélèvement de tous les œufs disparus est attribué à cette espèce.

— Les ouvrières observées prélevant des œufs dans la coupelle appartenaient à plusieurs espèces (deux ou trois) : si $n_i$ est le nombre des relevés au cours desquels on a observé en action l'espèce $i$, et si $N$ est la somme des $n_i$ correspondant aux différentes espèces, on attribue à l'espèce $i$ le prélèvement d'un nombre d'œufs égal au produit du nombre total des œufs disparus au cours de la campagne par le rapport $n_i/N$.

Les valeurs ainsi calculées sont évidemment très approximatives. On peut toutefois estimer qu'elles approchent suffisamment la réalité pour constituer une base sérieuse de raisonnement.

Un autre inconvénient de la méthode utilisée réside dans le fait que le nombre des œufs constituant chaque lot (trois cents œufs) se révèle parfois insuffisant : la coupelle est alors entièrement vidée de son contenu avant le relevé, ce qui a pour effet de sous-estimer l'activité oophage de la myrmécofaune. Il en résulte que l'ampleur réelle des fluctuations saisonnières de cette activité est sans doute assez nettement supérieure aux estimations calculées.

En raison de la diversité des nombres de relevés réalisés au cours de chaque campagne (de trois à cinq relevés suivant les cas), les données des tableaux 3 et 4 ont été rapportées à un seul relevé, soit à deux mille quatre cents œufs répartis entre huit coupelles et exposés à l'action prédatrice des Fourmis durant un laps de temps égal en moyenne à 12 h.

## 2. — Résultats

### 2.1. — *Espèces oophages*

Il résulte des diverses observations réalisées depuis 1971 que les œufs d'*Anagasta kuehniella* sont prélevés dans la nature par les treize espèces signalées par un astérisque sur le tableau 1. Ce groupe comporte notamment les sept espèces (*Myrmica specioides*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti*, *Diplorhoptrum fugax*, *Tetramorium caespitum*, *Plagiolepis pygmaea* et *Lasius niger*) déjà signalées par Benois et Marro (1973).

En ce qui concerne les *Leptothorax*, cette liste est certainement très incomplète. En 1972 et 1973, en effet, les *Leptothorax* prélevant des œufs dans les pièges n'ont pas été identifiés au niveau spécifique. Plusieurs espèces étaient vraisemblablement en cause, dont sans doute *pyrenaeus* et *racovitzai* à en juger de la comparaison des résultats des piégeages réalisés dans les stations *SU*, *TE* et *RAo* (tabl. 5) avec la composition des peuplements de *Leptothorax* de ces stations (tabl. 1).

La consommation ultérieure des œufs d'*Anagasta kuehniella* prélevés par les Fourmis a été vérifiée au laboratoire dans le cas de *Lasius niger*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti* et *Diplorhoptrum fugax* (Benois et Marro, 1973), puis, plus récemment, dans celui de *Tetramorium caespitum* et de *Leptothorax unifasciatus*. Il ne fait guère de doute que les autres espèces agissent de même et que l'on peut, en conséquence, qualifier d'oophages toutes les espèces prélevant des œufs dans la nature.

L'action des Fourmis s'exerce également aux dépens des œufs, reposant sur le sol, de divers Diptères Bombylides. Dans la nature, les œufs de *Villa brunnea* Beck., bien qu'entièrement enrobés d'une pellicule de terre fine (Biliotti *et al.*, 1965), sont prélevés par *Lasius niger*, *Pheidole pallidula* et *Diplorhoptrum fugax* (Du Merle, 1972 ; Benois et Marro, 1973) ; les œufs d'*Usia atrata* Fabr., qui sont dépourvus de protection terreuse, le sont par *Lasius niger* (Du Merle et Mazet, 1978). Des élevages au laboratoire ont montré que les œufs de *Villa brunnea* sont non seulement prélevés mais ensuite dévorés par *Tetramorium caespitum* et *Leptothorax unifasciatus*, ainsi vraisemblablement que par *Myrmica specioides* et *Crematogaster auberti*.

Il est, en revanche, à peu près certain que les espèces *Formica cunicularia*, *Camponotus aethiops*, *Camponotus piceus*, *Camponotus sylvaticus* et *Messor rufitarsis* n'ont aucune activité oophage. Bien qu'abondantes dans certaines stations ou tout au moins

présentes dans bon nombre de celles-ci, ces espèces n'ont en effet jamais été observées prélevant des œufs dans les coupelles, même s'il nous est arrivé d'observer des ouvrières de *F. cunicularia*, *C. aethiops* et *M. rufitarsis* visiter les pièges.

Il faut enfin signaler qu'à la différence des autres espèces oophages, *Diplorhoptrum fugax* ne fréquente à peu près jamais le type de piège que nous avons utilisé. Ceci résulte du fait que les coupelles opposent un obstacle aux déplacements des ouvrières, déplacements qui s'effectuent en général dans le sol, plus ou moins à la verticale de la proie. En conséquence, il n'a pas été tenu compte de cette espèce dans le tableau 5.

### 2.2. — *Activité oophage globale de la myrmécofaune* (tabl. 3)

Il ressort des données du tableau 3 les faits suivants :

1. L'activité oophage de la myrmécofaune est déjà importante vers la fin du mois d'avril à basse altitude, même par des températures assez basses, avec des minima proches de 0 °C : de 66 à 82 p. 100 des œufs ont été alors prélevés par les Fourmis dans les stations *PSJ*, *PZe* et *PZo* (années 1972 et 1973). A cette époque de l'année, et pour de telles conditions climatiques, le taux de prédation des œufs décroît rapidement avec l'altitude : il n'était plus que de 16-25 p. 100 dans la station *TE* et de 0-16 p. 100 dans les stations *RAe* et *RAo* ; à ces niveaux altitudinaux, la température était donc proche ou même (cas de *RAe* en 1972) égale ou inférieure au seuil thermique d'acti-

TABLEAU 3

*Evolution saisonnière de l'activité oophage globale de la myrmécofaune dans les différentes stations : données rapportées à deux mille quatre cents œufs répartis entre huit coupelles et exposés pendant* 12 *h*
(P = nombre des œufs prédatés ; p. 100 = taux de prédation = P/24)

| | | | | Avril | Juin | Juil. | Sept. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1972 | *PSJ* | (540 m) | P | 1 920 | 1 890 | 2 340 | 660 |
| | | | p. 100 | **80,0** | **78,7** | **97,5** | **27,5** |
| | *PZe* | (600 m) | P | 1 580 | 1 350 | 2 220 | 1 060 |
| | | | p. 100 | **65,8** | **56,2** | **92,5** | **44,2** |
| | *PC* | (700 m) | P | 1 250 | 1 560 | 2 230 | 250 |
| | | | p. 100 | **52,1** | **65,0** | **92,9** | **10,4** |
| | *TE* | (830 m) | P | 380 | 1 710 | 2 310 | 670 |
| | | | p. 100 | **15,8** | **71,2** | **96,2** | **27,9** |
| | *RAe* | (930 m) | P | 0 | 1 350 | 2 070 | 800 |
| | | | p. 100 | **0,0** | **56,2** | **86,2** | **33,3** |
| 1973 | *PZe* | (600 m) | P | 1 970 | 2 130 | 2 030 | 1 600 |
| | | | p. 100 | **82,1** | **88,7** | **84,6** | **66,7** |
| | *PZo* | (600 m) | P | 1 610 | 2 010 | 2 120 | 980 |
| | | | p. 100 | **67,1** | **83,7** | **88,3** | **40,8** |
| | *PC* | (700 m) | P | 660 | 2 160 | 1 920 | 1 070 |
| | | | p. 100 | **27,5** | **90,0** | **80,0** | **44,6** |
| | *SU* | (720 m) | P | 540 | 2 220 | 1 930 | 920 |
| | | | p. 100 | **22,5** | **92,5** | **80,4** | **38,3** |
| | *TE* | (830 m) | P | 600 | 2 140 | 1 610 | 890 |
| | | | p. 100 | **25,0** | **89,2** | **67,1** | **37,1** |
| | *RAo* | (910 m) | P | 390 | 1 870 | 2 080 | 1 190 |
| | | | p. 100 | **16,2** | **77,9** | **86,7** | **49,6** |

vité (ou de reprise printannière d'activité) des insectes. Il est toutefois vraisemblable que certaines années, lorsque le réchauffement du climat est plus précoce, l'activité oophage de la myrmécofaune est importante dès le mois d'avril à des altitudes relativement élevées.

2. Lorsque la température printannière s'accroît au-delà du seuil thermique d'activité (ou de reprise d'activité) des insectes, l'activité prédatrice de la myrmécofaune devient rapidement importante, d'où, par exemple, les taux de prédation élevés enregistrés à *PSJ* et *PZe* en avril 1972 et leur fort accroissement entre avril et juin 1972 à *TE* et *RAe*.

3. Lorsque la température continue de croître, il semble que l'activité prédatrice des Fourmis se stabilise plus ou moins (les taux de prédation dans les stations *PSJ*, *PZe* et *PC* n'ont guère varié entre avril et juin 1972 bien que la température moyenne ait augmenté de 5 °C) pour n'augmenter à nouveau que lorsque la température devient suffisamment élevée. Toujours est-il que les taux de prédation étaient en moyenne supérieurs en juillet 1972 (86-97 p. 100 selon la station) à ce qu'ils étaient en juin 1973 (78-92 p. 100), ceux-ci étant eux-mêmes supérieurs à ceux de juillet 1973 (67-88 p. 100) et à ceux de juin 1972 (56-79 p. 100), et que cette hiérarchie est exactement celle des températures moyennes correspondantes.

4. A la différence de ce que l'on observe au mois d'avril, le taux de prédation varie assez peu en été (juillet) d'une station à l'autre, observation très intéressante compte tenu de la composition variée de la myrmécofaune oophage de ces stations. En outre, ces variations ne sont plus fonction de l'altitude.

5. Vers le milieu du mois de septembre, même par des températures encore relativement élevées (en 1973, les températures étaient à peu près les mêmes lors des expériences de juillet et de septembre !), l'activité oophage de la myrmécofaune a fortement régressé dans la plupart des stations ; dans celles de basse altitude (*PSJ*, *PZe*, *PZo*), elle était même moindre qu'en avril. On constate de plus que le taux de prédation variait considérablement d'une station à l'autre (de 10 à 44 p. 100 en 1972, de 37 à 67 p. 100 en 1973), mais qu'à la différence de ce qui se passait en avril, ces variations n'étaient pas liées à l'altitude. Ces faits résultent de ce qu'en septembre, même lorsque la température est encore élevée, certaines espèces ont commencé de se préparer à l'hivernation ou ont tout au moins diminué leur activité épigée. L'intensité de ces phénomènes varie toutefois largement d'une espèce à l'autre (voir le chapitre suivant), si bien que la composition de la myrmécofaune oophage a désormais une incidence importante sur l'intensité de son activité prédatrice.

6. Les expériences de même nature menées en 1974 dans la station *Mlh* (650 m d'altitude) montrent qu'au début du mois d'octobre, même par des températures assez rigoureuses (minimum : 2,2 °C, maximum : 12,0 °C, moyenne : 6,6 °C ; données enregistrées à 720 m d'altitude), l'activité oophage de la myrmécofaune peut être encore importante, tout au moins à basse altitude, puisque 24 p. 100 des œufs présentés furent alors prédatés contre 36 p. 100 de ceux présentés en avril de la même année.

Comme cela a été souligné dans le chapitre précédent, le nombre des œufs déposés dans chaque coupelle peut s'avérer insuffisant lorsque l'activité prédatrice des Fourmis atteint un niveau élevé. L'ampleur réelle des variations dans le temps, et peut-être également dans l'espace, de l'activité prédatrice de la myrmécofaune

TABLEAU 4

*Evolution saisonnière de l'activité oophage de chaque espèce de Fourmi dans les différentes stations : données rapportées à deux mille quatre cents œufs répartis entre huit coupelles et exposés durant* 12 *h* (P = estimation du nombre d'œufs prélevés ; p. 100 = rapport entre cette valeur et le nombre total des œufs prédatés par l'ensemble de la myrmécofaune). Les espèces sont désignées par les abréviations suivantes : A = *Aphaenogaster gibbosa* ; Cra = *Crematogaster auberti* ; Crs = *Crematogaster scutellaris* ; Laa = *Lasius alienus* ; Lan = *Lasius niger* ; Le = *Leptothorax* spp. ; Msa = *Myrmica sabuleti* ; Msp = *Myrmica specioides* ; Ph = *Pheidole pallidula* ; Pl = *Plagiolepis pygmaea* ; Ta = *Tapinoma erraticum* ; Te = *Tetramorium caespitum* ; ? = espèces non définies

| | | 1972 | | | | | | | | 1973 | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Avril | | Juin | | Juil. | | Sept. | | Avril | | Juin | | Juil. | | Sept. | |
| | | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 | P | p. 100 |
| *PSJ* | Lan | 960 | **50** | 1 010 | **54** | 600 | **26** | | | | | | | | | | |
| | Ph | | | 880 | **46** | 1 740 | **74** | 660 | **100** | | | | | | | | |
| | ? | 960 | **50** | | | | | | | | | | | | | | |
| *PZe* | Lan | 480 | **30** | 860 | **64** | 450 | **20** | | | 1 020 | **52** | 1 380 | **65** | 1 140 | **56** | | |
| | Ph | 140 | **9** | 490 | **36** | 1 320 | **59** | 300 | **28** | 300 | **15** | 600 | **28** | 300 | **15** | 300 | **19** |
| | Cra | | | | | | | 80 | **8** | 250 | **13** | | | | | | |
| | Msp | | | | | 300 | **14** | | | | | | | | | | |
| | Te | | | | | 150 | **7** | | | | | | | | | | |
| | A | | | | | | | | | 250 | **13** | 150 | **7** | | | | |
| | ? | 960 | **61** | | | | | 680 | **64** | 150 | **7** | | | 590 | **29** | 1 300 | **81** |
| *PZo* | Lan | | | | | | | | | 1 100 | **68** | 1 100 | **55** | 650 | **31** | | |
| | Cra | | | | | | | | | 200 | **12** | 690 | **34** | 540 | **25** | | |
| | Msp | | | | | | | | | | | 180 | **9** | 250 | **12** | | |
| | Le | | | | | | | | | 150 | **10** | 30 | **2** | | | | |
| | ? | | | | | | | | | 160 | **10** | | | 680 | **32** | 980 | **100** |
| *PC* | Lan | 380 | **31** | 1 280 | **82** | 1 030 | **46** | | | 330 | **50** | 1 410 | **65** | 1 170 | **61** | 90 | **8** |
| | Cra | | | 90 | **6** | 600 | **27** | 150 | **60** | 300 | **45** | 300 | **14** | 240 | **12** | | |
| | Msp | | | | | | | | | | | | | | | 200 | **19** |
| | Te | | | | | 150 | **7** | | | | | | | 300 | **16** | | |
| | A | | | | | 250 | **11** | | | | | | | | | | |
| | Le | | | | | 200 | **9** | | | | | 450 | **21** | | | | |
| | ? | 860 | **69** | 190 | **12** | | | 100 | **40** | 30 | **5** | | | 210 | **11** | 770 | **73** |
| *SU* | Lan | | | | | | | | | 220 | **42** | 1 620 | **73** | 960 | **50** | | |
| | Msa | | | | | | | | | 15 | **3** | | | 220 | **11** | | |
| | Te | | | | | | | | | | | | | 560 | **29** | | |
| | Le | | | | | | | | | 200 | **37** | 30 | **1** | | | | |
| | Ta | | | | | | | | | | | 60 | **3** | | | | |
| | ? | | | | | | | | | 100 | **18** | 510 | **23** | 190 | **10** | 920 | **100** |
| *TE* | Cra | | | 1 050 | **62** | 1 590 | **69** | 290 | **43** | 250 | **42** | 1 580 | **74** | 620 | **39** | 160 | **18** |
| | Te | | | | | 450 | **19** | | | | | | | | | | |
| | A | | | | | | | | | | | | | 100 | **6** | | |
| | Le | | | | | | | | | 150 | **25** | 290 | **13** | | | | |
| | Ta | | | | | 270 | **12** | | | | | | | | | | |
| | ? | 380 | **100** | 660 | **38** | | | 380 | **57** | 200 | **33** | 270 | **13** | 890 | **55** | 730 | **82** |
| *RAe* | Laa | | | 340 | **25** | 300 | **14** | | | | | | | | | | |
| | Msa | | | 560 | **42** | 1 500 | **73** | 320 | **40** | | | | | | | | |
| | Te | | | 220 | **17** | | | | | | | | | | | | |
| | A | | | 70 | **5** | | | | | | | | | | | | |
| | Ta | | | | | 150 | **7** | | | | | | | | | | |
| | ? | 0 | **0** | 150 | **11** | 120 | **6** | 480 | **60** | | | | | | | | |
| *RAo* | Msa | | | | | | | | | 150 | **38** | 1 030 | **55** | 1 570 | **76** | 480 | **40** |
| | Le | | | | | | | | | 90 | **23** | | | 300 | **14** | | |
| | Ta | | | | | | | | | | | 540 | **29** | | | | |
| | ? | | | | | | | | | 150 | **38** | 300 | **16** | 210 | **10** | 710 | **60** |

est donc sans doute supérieure à celle que nous avons enregistrée, mais cet inconvénient de la méthode utilisée n'a pas d'incidence sur le sens des variations en question.

### 2.3. — *L'activité oophage des différentes espèces* (tabl. 4 et 5)

Le nombre élevé des œufs dont la disparition ne peut être attribuée à une ou à des espèces définies complique parfois l'interprétation des données, en particulier

TABLEAU 5

*Fréquences et activités prédatrices des espèces oophages dans les différentes stations.* F = Fréquence centésimale des colonies, rapportée à la seule myrmécofaune oophage (*Diplorhoptrum fugax* étant exclu, mais tous les *Leptothorax* étant pris en compte) ; P′ = mesure de l'activité prédatrice annuelle = somme des quatre valeurs saisonnières de P mentionnées dans le tableau 4 (cet indice se rapporte donc à neuf mille six cents œufs). Mêmes abréviations pour les espèces que dans le tableau 4

| | | F | P′ 1972 | P′ 1973 | | | F | P′ 1972 | P′ 1973 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *PSJ* | Lan | **57** | 2 570 | | *SU* | Lan | **71** | | 2 800 |
| | Ph | **29** | 3 280 | | | Ta | **13** | | 60 |
| | Pl | **6** | 0 | | | Le | **8** | | 230 |
| | Le | **4** | 0 | | | Te | **3** | | 560 |
| | Crs | **3** | 0 | | | Msa | **3** | | 230 |
| | Cra | **1** | 0 | | | Pl | **3** | | 0 |
| | ? | | 960 | | | ? | | | 1 720 |
| *PZe* | Lan | **62** | 1 790 | 3 540 | *TE* | Cra | **50** | 2 930 | 2 610 |
| | Ph | **21** | 2 250 | 1 500 | | Le | **15** | 0 | 440 |
| | Te | **6** | 150 | 0 | | Te | **12** | 450 | 0 |
| | Le | **3** | 0 | 0 | | A | **10** | 0 | 100 |
| | Pl | **3** | 0 | 0 | | Pl | **10** | 0 | 0 |
| | Cra | **1** | 80 | 250 | | Ta | **2** | 270 | 0 |
| | Msp | **1** | 300 | 0 | | ? | | 1 420 | 2 090 |
| | A | **1** | 0 | 400 | | | | | |
| | Crs | A | 0 | 0 | | | | | |
| | ? | | 1 640 | 2 040 | | | | | |
| *PZo* | Lan | **67** | | 2 850 | *RAe* | Msa | **21** | 2 380 | |
| | Cra | **11** | | 1 430 | | A | **21** | 70 | |
| | Le | **9** | | 180 | | Laa | **17** | 640 | |
| | Pl | **8** | | 0 | | Ta | **17** | 150 | |
| | Msp | **1** | | 430 | | Le | **12** | 0 | |
| | Ph | **1** | | 0 | | Te | **4** | 220 | |
| | Te | **1** | | 0 | | Pl | **4** | 0 | |
| | A | **1** | | 0 | | Ph | **4** | 0 | |
| | Crs | A | | 0 | | ? | | 750 | |
| | ? | | | 1 820 | | | | | |
| *PC* | Lan | **75** | 2 690 | 3 000 | *RAo* | Msa | **45** | | 3 230 |
| | Te | **9** | 150 | 300 | | A | **20** | | 0 |
| | Cra | **7** | 840 | 840 | | Te | **12** | | 0 |
| | Pl | **3** | 0 | 0 | | Ta | **7** | | 540 |
| | Le | **2** | 200 | 450 | | Le | **7** | | 390 |
| | A | **1** | 250 | 0 | | Pl | **7** | | 0 |
| | Msp | **1** | 0 | 200 | | Laa | **2** | | 0 |
| | Ph | **1** | 0 | 0 | | Lan | + | | 0 |
| | Crs | A | 0 | 0 | | ? | | | 1 370 |
| | ? | | 1 150 | 1 010 | | | | | |

dans le cas de la plupart des expérimetatinons réalisées en septembre. On peut néanmoins faire les observations suivantes :

1. Les espèces *Lasius niger*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti* et *Myrmica sabuleti* ont, sans conteste, une activité oophage très importante. Il en va de même pour *Leptothorax unifasciatus* (expérimentations menées en 1974 dans la station *MIh*) et, sans doute, pour *Myrmica specioides*.

2. L'activité oophage des autres espèces est plus difficile à apprécier, car elles sont en général peu ou très peu abondantes dans les stations (tabl. 1). Cinq espèces au moins, qui constituent chacune 5 p. 100 ou plus de la myrmécofaune totale de certaines stations, semblent bien, cependant, se caractériser par leur faible efficacité oophage (tabl. 5) : *Plagiolepis pygmaea* (voir les résultats obtenus dans les stations *PSJ*, *PZo* et *TE*), *Aphaenogaster gibbosa* (stations *TE*, *Rae* et *RAo*), *Tetramorium caespitum* (stations *PC*, *TE* et *RAo* ; compte tenu de sa faible densité dans la station *SU*, cette espèce y était toutefois efficace), *Lasius alienus* (station *RAe*), *Tapinoma erraticum* (stations *SU* et *RAe*). A en juger d'observations ultérieures portant sur la fréquentation de certains pièges (voir plus loin), on ne peut mettre en cause, tout au moins pour les trois premières de ces espèces, ni le type de piège utilisé, ni une moindre attirance vis-à-vis des œufs d'*Anagasta kuehniella*. Peut-être faut-il alors incriminer certains aspects de la méthode utilisée, qui conduiraient à sous-estimer le rôle de certaines espèces. Sinon, la médiocre efficacité oophage de ces dernières résulterait de l'un des facteurs suivants : concurrence de la part des espèces dominantes, présence d'autres sources de nourriture plus attractives, moindre rayon d'action des ouvrières.

3. Chacun des milieux étudiés se caractérise par la présence d'une ou au maximum deux espèces dont l'action oophage est nettement prédominante (tabl. 5). On peut ainsi distinguer les milieux où la majorité de la prédation est le fait de *Lasius niger* seul (*PC*, *SU*) ou accompagné de *Pheidole pallidula* (*PSJ*, *PZe*) ou de *Crematogaster auberti* (*PZo*), de ceux où elle est le fait de *Crematogaster auberti* seul (*TE*) ou de *Myrmica sabuleti* seul (*RAe*, *RAo*).

4. Dans le cas des stations étudiées 2 années de suite, les résultats correspondants concordent dans leurs grandes lignes, exception faite de la station *PZe* où, en juillet 1972, *Lasius niger* jouait un rôle bien moindre que *Pheidole pallidula*, alors que ce fut l'inverse en juillet 1973. Ce phénomène s'explique probablement par le fait qu'en juillet 1973, une part importante de la prédation n'a pu être attribuée à aucune espèce définie et revenait peut-être à *Pheidole pallidula*, et par le climat anormalement froid du mois de juillet 1973, car, nous le verrons, la température paraît avoir une incidence importante sur l'activité oophage de cette même Fourmi.

5. L'activité oophage de *Lasius niger*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti*, *Aphaenogaster gibbosa*, *Leptothorax unifasciatus* (pour cette dernière espèce, il s'agit de données de 1974) est importante à basse altitude (stations *PSJ*, *PZe*, *PZo*, *MIh*) dès la fin du mois d'avril, même par des températures assez basses.

6. Entre les mois d'avril et de juin, l'évolution de l'activité oophage est sans doute sensiblement la même chez les différentes espèces. Il n'en va plus de même à partir du mois de juin :

*Lasius niger* : son activité oophage paraît avoir tendance à diminuer, tout en se maintenant à un niveau élevé, entre les mois de juin et juillet, mais ceci n'est pas prouvé. En septembre la Fourmi est presque inactive, même à basse altitude (*PSJ*)

et par des températures relativement élevées (1973). En 1971, d'après les résultats de piégeages réalisés à proximité de la station *PZe* (Benois et Marro, 1973), son activité oophage était déjà très réduite les 17 et 18 août, malgré des températures très élevées. Ces résultats concordent en grande partie avec ceux obtenus en 1975, lors d'une étude portant sur la fréquentation de la végétation arbustive et arborescente par les Fourmis (Du Merle, à publier) : dans les deux cas, nous parvenons à la conclusion que l'activité, tout au moins épigée, de *Lasius niger* diminue dès le courant du mois d'août ; les données de 1971 prouvent en outre que ce phénomène ne résulte pas d'un refroidissement du climat. En revanche, nous n'avons pas enregistré en 1975 de diminution entre juin et juillet de l'activité de prospection de la végétation arborée par la Fourmi. Comme la réduction éventuelle de son activité oophage au cours de cette période ne peut s'expliquer par une action limitante de la température (en 1972, la température moyenne lors des expériences a augmenté de 6 °C entre juin et juillet), il faut peut-être voir là l'indication que l'insecte délaisserait quelque peu à partir du mois de juillet les proies animales au profit d'autres sources de nourriture comme le miellat des Homoptères.

*Pheidole pallidula* : Son activité oophage s'est fortement accrue de juin à juillet tant en 1972 (*PSJ*, *PZe*) qu'en 1974 (*MIh*), alors qu'elle paraît avoir diminué durant cette même période en 1973 (*PZe*) ; ces variations concordent avec l'évolution correspondante des températures. En 1971, l'activité oophage de la Fourmi était très importante à proximité de *PZe* les 17 et 18 août, époque où la température était très élevée (Benois et Marro, 1973). En septembre, son activité oophage est en régression mais est encore importante (*PSJ*, en 1972). Au début du mois d'octobre elle est très réduite, mais non nulle (*MIh*, en 1974). *Pheidole pallidula* se distingue donc nettement de *Lasius niger* par le fait que son activité oophage, tout en débutant vraisemblablement à la même époque que celle de ce dernier, se maintient à un niveau élevé au moins un mois de plus, pour ne décroître fortement qu'à partir du courant du mois de septembre. Cette Fourmi se caractérise également par le fait que le niveau estival de son activité oophage semble très influencé par la température.

*Crematogaster auberti* : Dans la station *TE*, la majeure partie des œufs dont la prédation en juin 1972 et en juillet 1973 n'a pu être attribuée à des espèces définies ont sans doute été prélevés par cette Fourmi. Son activité oophage semble donc ne guère varier de juin à juillet (voir aussi les résultats relatifs à *PZo* en 1973) et être moins influencée par la température que celle de l'espèce précédente. En septembre, l'activité oophage de la Fourmi régresse, mais est encore notable (les œufs dont la disparition n'a pu être attribuée à aucune espèce définie en septembre 1972 et 1973 dans la station *TE* ont sans doute été prélevés par cette espèce). Comme pour *Pheidole pallidula*, l'activité oophage de *Crematogaster auberti* se maintient donc vraisemblablement à un niveau élevé jusqu'en septembre, pour ne décroître fortement que dans le courant de ce mois. Des observations faites en 1975 ont montré qu'il en est de même pour son activité de prospection de la strate arborée.

*Myrmica sabuleti* : Son activité oophage a fortement augmenté de juin à juillet dans les placettes *RAe* et *RAo* tant en 1972 qu'en 1973 bien que l'évolution de la température ait été très différente ces deux années. Ce phénomène ne paraît donc pas lié à la température, mais être une caractéristique biologique de l'insecte. Par ailleurs, on on peut sans doute imputer à celui-ci la responsabilité de la prédation de la majorité

des œufs dont la disparition au mois de septembre n'a pu être attribuée à aucune espèce définie dans les stations *RAe*, *RAo* et *SU* (dans cette dernière, ce ne peut avoir été le fait de *Lasius niger* puisque cette espèce n'a plus qu'une activité oophage minime à cette époque de l'année). L'activité oophage de *Myrmica sabuleti* est donc vraisemblablement encore élevée en septembre.

*Myrmica specioides* : Les expérimentations menées dans la station *MIh* en 1974 prouvent que cette espèce est encore active au début du mois d'octobre, époque où son activité oophage est même, probablement, encore importante. Il n'est d'ailleurs pas impossible que ce soit à cette espèce, dont nos inventaires ont peut-être un peu sous-estimé l'abondance, qu'il faille attribuer la disparition d'une bonne partie des œufs prélevés en septembre par des espèces non définies dans les stations *PZe*, *PZo* et *PC*, où elle prendrait alors le relais de *Lasius niger*.

### 2.4. — *Observations sur la fréquentation des pièges par certaines espèces* (tabl. 6)

TABLEAU 6

*Fréquentation des pièges par la myrmécofaune, exprimée en nombres d'individus de chaque espèce prélevant des œufs au cours d'une heure.* Pour chaque espèce sont mentionnés successivement les six dénombrements partiels correspondant à des périodes de 10 mn, puis le dénombrement total

PIÈGE n° 1 12. VI, 10 h-11 h

*Leptothorax unifasciatus* : 7 - 6 - 7 - 8 - 6 - 6 = 40 individus

PIÈGE n° 2 12 . VI, 10 h-11 h

*Leptothorax unifasciatus* : 7 - 7 - 8 - 9 - 7 - 6 = 44 individus

PIÈGE n° 3 13. VI, 14 h-15 h

*Pheidole pallidula* : 49 - 47 - 62 - 63 - 70 - 71 = 362 individus

PIÈGE n° 4 13. VI, 14 h-15 h

*Pheidole pallidula* : 30 - 21 - 25 - 28 - 27 - 33 = 164 individus

PIÈGE n° 5 13. VI, 11 h-12 h

*Aphaenogaster gibbosa* : 35 - 48 - 56 - 63 - 77 - 69 = 348 individus

PIÈGE n° 6 13. VI, 14 h-15 h

*Tetramorium caespitum* : 70 - 120 - 105 - 112 - 110 - 118 = 635 individus
*Leptothorax unifasciatus* : 2 - 3 - 2 - 3 - 2 - 1 = 13 individus

PIÈGE n° 7 13. VI, 14 h-15 h

*Leptothorax unifasciatus* : 4 - 5 - 4 - 6 - 7 - 7 = 33 individus
*Plagiolepis pygmaea* : 3 - 2 - 3 - 2 - 2 - 5 = 17 individus

PIÈGE n° 8 12. VI, 14 h-15 h

*Tetramorium caespitum* : 13 - 20 - 25 - 29 - 23 - 24 = 134 individus
*Leptothorax unifasciatus* : 6 - 6 - 7 - 8 - 7 - 8 = 42 individus
*Plagiolepis pygmaea* : 0 - 2 - 2 - 2 - 4 - 5 = 15 individus

13. VI, 11 h-12 h

*Tetramorium caespitum* : 27 - 38 - 28 - 32 - 38 - 30 = 193 individus
*Leptothorax unifasciatus* : 2 - 1 - 2 - 3 - 2 - 2 = 12 individus
*Plagiolepis pygmaea* : 11 - 13 - 10 - 16 - 23 - 29 = 102 individus

Les 12 et 13 juin 1974, par beau temps chaud, nous avons procédé à une série d'observations portant sur la fréquentation par les Fourmis d'un certain nombre de pièges du modèle habituel (les pierres entourant la coupelle avaient toutefois été remplacées par un toit en bois de 15 × 15 cm, disposé à 15 cm au-dessus du sol), disséminés dans une pelouse et approvisionnés en œufs d'*Anagasta kuehniella* ; le piège n° 5 était spécialement implanté à proximité d'un nid d'*Aphaenogaster gibbosa*. Après avoir déposé dans les coupelles quelques centaines d'œufs, nous avons attendu environ un quart d'heure, le temps que les Fourmis découvrent ces œufs et commencent à les prélever. Puis, nous avons dénombré une heure durant, par périodes de 10 mn, les ouvrières prélevant des œufs. Certains pièges n'étaient fréquentés que par une seule espèce, d'autres par deux ou trois. Le tableau 6 rassemble une partie des dénombrements effectués.

Ceux-ci appellent les commentaires suivants :

1. La régularité du rythme de fréquentation des coupelles par les différentes espèces est en général assez remarquable.

2. Les espèces *Aphaenogaster gibbosa*, *Tetramorium caespitum* et *Plagiolepis pygmaea* peuvent exercer au niveau de certains pièges une action oophage très importante, ce qui — nous en avons discuté dans le chapitre précédent — semble en contradiction avec les résultats des campagnes de piégeage réalisées dans des stations où ces espèces sont relativement abondantes.

3. L'action oophage de certaines espèces, comme *Aphaenogaster gibbosa*, est plus importante que ne l'indique le tableau, car leurs ouvrières sont capables de prélever plusieurs œufs d'*Anagasta kuehniella* à la fois.

### 3. — Conclusions

Les œufs de certains Insectes et sans doute, plus généralement, de certains Arthropodes sont soumis à une action prédatrice importante de la myrmécofaune, tout au moins lorsqu'ils reposent en surface du sol. Les espèces de Fourmis manifestant un comportement oophage sont nombreuses puisque, abstraction faite des *Leptothorax*, douze des vingt-quatre espèces représentées dans les stations étudiées sont certainement oophages, sept (les *Camponotus*, *Formica* et *Messor*) ne le sont sans doute pas, cinq ont un statut incertain. Quant aux *Leptothorax*, il ne serait pas étonnant que la plupart présentent un tel comportement. On constate, en outre, que certaines espèces découvrent et détruisent non seulement les œufs nus du Lépidoptère *Anagasta kuehniella* et du Diptère *Usia atrata*, mais aussi les œufs enrobés de terre du Diptère *Villa brunnea*, alors que l'on aurait pu penser (Schremmer, 1964) que leur gangue terreuse les protégerait des Fourmis, en empêchant ces insectes de les détecter.

Il est curieux de constater que l'oophagie des Fourmis, mis à part les cas de cannibalisme ou ceux de prédation des œufs, d'une espèce par une autre espèce, n'a presque jamais été signalée dans la littérature. A notre connaissance, en effet, les seuls cas cités concernent certaines *Ponerinae* : plusieurs espèces nord-américaines de *Proceratium* s'alimentent normalement d'œufs d'Arthropodes divers, notamment d'œufs d'Araignées (Brown, 1958*a* et *b*) ; une espèce australienne, *Discothyrea bidens*

Clark, se nourrit très vraisemblablement d'œufs d'Arthropodes (Araignées ou Chilopodes ?) (observation de Ph. Darlington rapportée par Brown, 1958*a*) ; enfin les espèces africaines *Pletroctena lygaria* et *Discothyrea oculata* Em. se nourrissent la première d'œufs de Diplopodes, la seconde d'œufs d'Arthropodes non définis (Lévieux, 1977).

Nos observations ouvrent donc des perspectives nouvelles quant au spectre alimentaire de nombreuses espèces et au rôle joué par celles-ci dans les équilibres naturels. C'est ainsi qu'une espèce comme *Crematogaster auberti* était considérée jusqu'à ce jour comme s'alimentant essentiellement de miellat d'Homoptères (Soulié, 1961 et 1962), alors qu'elle s'avère désormais avoir des mœurs partiellement prédatrices et être, en conséquence, susceptible de jouer un rôle antagoniste vis-à-vis de certains insectes.

Reste toutefois à déterminer dans quelle mesure les données d'expérimentations portant sur des œufs d'*Anagasta kuehniella*, donc sur des œufs de dimensions réduites, à chorion assez mince, reposant sur le sol sans adhérer à leur support, et enfin n'existant pas naturellement dans nos lieux d'étude, peuvent être extrapolées aux œufs des autres Arthropodes. L'observation d'un prédatisme, certainement loin d'être négligeable, des œufs de divers Diptères Bombylides par les Fourmis dans les conditions naturelles est un premier élément de réponse à cette question. Les caractéristiques très différentes des œufs de *Villa brunnea* et d'*Usia atrata* prouvent, notamment, qu'*A. kuehniella* ne constitue pas, il s'en faut sans doute de beaucoup, un cas particulier.

En raison de la grande diversité des espèces de Fourmis présentant un comportement oophage, il y a donc tout lieu de penser que celles-ci sont en nombre suffisant dans la plupart des milieux pour exercer une pression importante sur les populations d'œufs de certains Arthropodes, et cela, nous l'avons vu, tout au long de la belle saison, avec un maximum marqué durant les mois les plus chauds (de juin à août).

La production massive d'œufs d'*Anagasta kuehniella* est aisée au laboratoire (Daumal *et al.*, 1975). Comme il l'était souligné dans un précédent travail (Benois et Marro, 1973), l'utilisation de ces œufs permet un contrôle rapide et précis de la prédation par les Fourmis dans la nature. Il ne fait donc pas de doute que la méthode que nous avons adoptée permettrait, quitte à en modifier les modalités, d'étudier relativement aisément dans la nature bien des problèmes posés par ces insectes, comme les rythmes d'activité, l'exploitation des différentes strates du milieu, le rayon d'action des ouvrières ou la compétition inter et intra-spécifique.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*The oophagous activity of the myrmecofauna in different environments of the mount Ventoux (Vaucluse)*

The oophagous activity of Ants was studied in 1972 and 1973 in 8 stations of the mount Ventoux. For this purpose traps consisting in glass caps placed on the soil and filled up with eggs of the mediterranean flour moth, *Anagasta kuehniella* were used. These experiments completed by various other observations show that at least 13 species of ants present an oophagous behaviour. The latter is particularly marked in *Lasius niger*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti*, *Leptothorax unifasciatus* and *Myrmica sabuleti* as well as probably in *Myrmica specioides*. The global oophagous activity of the myr-

mecofauna occurs from April to the beginning of October of least at a low altitude. However the activity periods of the various species differ to a considerable extent. The observation of a not inconsiderable predatism of the eggs of various Bombylid flies by the ants under natural conditions prove that *Anagasta kuehniella* is anything but a special case. There is therefore every reason for supposing that in most environments the myrmecofauna exerts an important pressure on the egg populations of some Arthropods. At last a stress is put on the interest of the method used for the study in the nature of various problems raised by the ants (activity rates, exploited strata, activity range, competition).

## Remerciements

Les données climatologiques ont été recueillies par l'équipe dirigée par M. C. Samie (INRA, Avignon) que nous remercions bien vivement. Nos remerciements vont également à MM. A. Abbott (The Institute of terrestrial Ecology, Wareham, G. B.) et L. Plateaux (Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Paris) qui ont bien voulu identifier respectivement les différentes espèces de *Myrmica* et de *Leptothorax* peuplant le massif du Ventoux.

## Références bibliographiques

BENOIS A., MARRO J. P., 1973. Action prédatrice des Fourmis sur les œufs de Bombylides. *Entomophaga*, **18,** 321-331.

BILIOTTI E., DEMOLIN G., DU MERLE P., 1965. Parasitisme de la Processionnaire du Pin par *Villa quinquefasciata* Wied. apud Meig. (Dipt. *Bombyliidae*). Importance du comportement de ponte du parasite. *Ann. Epiphyties*, **16,** 279-288.

BROWN W. L., 1958*a*. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. *Psyche*, 1957, **64,** 115.

BROWN W. L., 1958*b*. Revision of the genera of the ant tribe *Ectatommini*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Univ.*, **118.**

DAUMAL J., VOEGELE J., BRUN P., 1975. Les Trichogrammes. II. — Unité de production massive et quotidienne d'un hôte de substitution *Ephestia kuehniella* Zell. (*Lepidoptera, Pyralidae*). *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, **7,** 45-59.

DU MERLE P., 1972. Les prédateurs des Diptères Bombylides associés à la Processionnaire du Pin comme parasites primaires ou secondaires. *C. R. Acad. Agric. France*, **58,** 1006-1012.

DU MERLE P., 1978. Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux. II. — Les peuplements de Fourmis. *La Terre et la Vie*, Supplément **1** : « Le massif du Ventoux, Vaucluse : éléments d'une synthèse écologique », 161-218.

DU MERLE P., JOURDHEUIL P., MARRO J. P., MAZET R., 1978. Evolution saisonnière de la myrmécofaune et de son activité prédatrice dans un milieu forestier : les interactions clairière-lisière-forêt. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N. S., **14,** 119-135.

DU MERLE P., LUQUET G., 1978. Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux. I. — Remarques préliminaires et définition des milieux étudiés. *La Terre et la Vie*, Supplément **1** : « Le massif du Ventoux, Vaucluse : éléments d'une synthèse écologique », 147-160.

DU MERLE P., MAZET R., 1978. Données complémentaires sur la biologie de deux espèces du genre *Usia* Latreille (*Diptera, Bombyliidae*). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **83** (en cours de parution).

LÉVIEUX J., 1977. La nutrition des Fourmis tropicales : V. — Eléments de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocoenose. *Insectes sociaux*, **24,** 235-260.

SCHREMMER F., 1964. Gezielter Abwurf getarnter Eier bei Wollschwebern (Dipt. *Bombyliidae*). *Zool. Anz.*, **27.** *Supplementband*, 291-303.

SOULIÉ J., 1961. Les nids et le comportement nidificateur des Fourmis du genre *Crematogaster* d'Europe, d'Afrique du nord et d'Asie du sud-est. *Insectes sociaux*, **8,** 213-297.

SOULIÉ J., 1962. Notes sur les champs trophoporiques de quelques espèces françaises du genre *Crematogaster* Lund (*Hymenoptera-Formicoidea*). *Insectes sociaux*, **9,** 265-272.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 221-225.

# Heavy infestations of *Sitona humeralis* Stephens (*Col., Curc.*) on lucerne in southern Morocco

J. P. AESCHLIMANN

*CSIRO Biological Control Unit, 335, avenue Abbé-Paul-Parguel, 34000 Montpellier, France*

## Summary

In 1975 heavy infestations of the weevil, *Sitona humeralis* Stephens, were discovered in lucerne cultivations south of the Haut-Atlas in Morocco. This was the only species of the genus frequently occurring on lucerne in Morocco, where it was infested by one parasitoid only, *Microctonus aethiopoides* Loan (*Hym., Braconidae*), which is estimated to cause an annual total mortality of at least 80 p. 100. Methods used to sample adult weevil populations, and to rear and ship cultures are described.

## Introduction

Since 1973 a study of *Sitona* spp. has been under way, based on the CSIRO Biological Control Unit, Montpellier, France, with the objective of introducing natural enemies into south-eastern Australia where a species of the genus has recently become an important pest of annual *Medicago* and cultivated lucerne (Chadwick, 1960). The weevil involved was initially determined as *Sitona concavirostris* Hochhuth and subsequently re-identified as *S. humeralis* Stephens by R. T. Thompson (London) who pointed out that the Australian specimens closely resembled those from North Africa and differed from the European (Spain to Yugoslavia) and Middle-Eastern forms (Cyprus and Israel) of the same species (Chadwick, 1960). The views of Hoffmann (1950) and Solari (1948) and of A. Roudier (in litt.) leave some doubt as to the correctness of the above determination, but pending clarification of the situation (R. T. Thompson, in litt.) the name *S. humeralis* Stephens shall be used here for the insect that has become a pest of *Medicago* spp. in Australia.

During the ten years 1968-1977 the Review of Applied Entomology listed one hundred and thirty publications on *Sitona* spp. Only 7 p. 100 of the reviewed articles mentioned the damage caused by these weevils to cultivated Leguminosae. The scarcity of such records indicates that although the *Sitona* weevils cover a vast and increasing area they are usually of little practical importance to leguminous crops. Their minor role in attack on legumes was confirmed by discussions with many entomologists and agronomists belonging to the Plant Protection Services in eight countries of southern Europe and North Africa (Aeschlimann, 1977) during the 1973-1977 surveys. The only example brought to date to our knowledge concerned

damage by *S. humeralis* to lucerne cultivated for seed in Provence, southern France, in the years 1972-73. However, the investigations conducted in North Africa during the 1975-1976 seasons revealed important *Sitona* infestations there. This preliminary note discusses these observations and indicates the techniques used during the study of the weevils and their parasitoids (a detailed paper is in preparation).

## Methods

### *Sampling of adults*

The use of a sweep-net with approximately 30 cm circular mouth to collect large quantities of adult weevils on lucerne has become a standardized technique (Berry and Parker, 1950 ; Loan and Holdaway, 1961 ; Dickler, 1968 ; Drea *et al.*, 1972 ; Bournoville and Delaude, 1975 ; Ruppel, 1975 ; Cantot, 1976). Furthermore, Adlung (1964) and Dickler (1968) estimated that fifty sweeps of 1 m amplitude and at 1 m intervals will capture adults roughly equalling in number those occurring on 1 $m^2$ of vegetation. The sweeping method was selected for the present study and at each site at least five such samples of fifty sweeps were taken to estimate the mean density of the *Sitona* genus. After sweeping the insects are in good condition and can readily be collected using a mouth aspirator.

### *Shipping method*

During surveys outside France, the weevils collected were sent back to CSIRO tation, Montpellier, for subsequent culturing. Each one hundred-two hundred adults were placed with ten lucerne stems in paper bags which were then stapled. Five-eight of these bags, interleaved with newspaper, were posted back to base in a plastic bag packed in a cardboard box. Using this method, the adults arrived in good condition even when delayed.

### *Rearing technique*

On receipt, each one hundred-two hundred *Sitona* were placed in rearing cages with removable double bottom similar to those used by Berry and Parker (1950), Loan and Holdaway (1961) and Drea *et al.* (1972). In this case, transparent polystyrene containers (13 cm × long 13 cm wide × 17 cm high) slightly tapered towards the base, were used (fig. 1). The top box had four gauze covered (8 cm) openings in the sides and one in the lid. The floor of the top container was cut out and replaced by 0.9 mm mesh nylon gauze to allow the mature braconid larvae to pass through, but not the adult weevils. A short slit was cut down from the top edge to admit several stems of lucerne from potted plants as food for *Sitona* and there was a small corked hole in the lid to allow the removal of dead adults by aspirator.

The top container was fitted into a bottom container of the same size and maintained about 8 cm above the base by friction on a 2 cm strip of adhesive felt around the inside of the lip of the lower container. Four rectangles of dark blotting paper

were placed on the bottom of the lower container (fig. 1) to provide refuges under which the parasitoid larvae could spin their cocoons. The cocoons were placed in small plastic boxes with r. H. above 80 p. 100. Rearing was done in an insectary where photoperiod was similar to natural conditions, temperature did not fall below 5 °C and R. H. did not fall below 50 p. 100. *Sitona* eggs which fell to the bottom of the case were collected as required by aspirator.

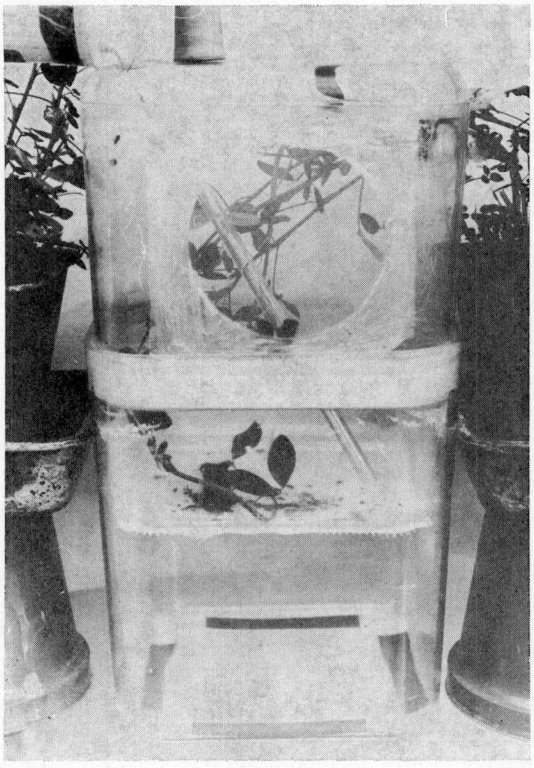


FIG. 1. — *A Sitona rearing container* (E = 1 : 3) *as described in the text. Note the plate glass bench wich allows examination by mirror of the cocoons formed underneath the four paper strips.*

(*Boîte d'élevage* (E = 1 : 3) *pour sitones adultes, comme décrit dans le texte. La boîte est posée sur une plaque de verre qui permet de détecter rapidement à l'aide d'un miroir les cocons de parasitoïdes formés sous les bandes de papier-buvard sombre*).

## Results

### *Sampling periods*

The surveys covered most of the agricultural regions of Morocco on two occasions in 1975 (May and November). A third visit restricted to the highly infested areas south of the Haut-Atlas occurred in November 1976. The autumn surveys are the most suitable for sampling eggs and aestivated adults, whereas the spring visit allows to collect simultaneously all developmental stages of the *Sitona* spp.

### *Infestation of* S. humeralis

During the 1973-1977 surveys nearly four hundred sites were visited in eight Mediterranean countries. Only three sites supported heavy *Sitona* infestations reaching up to seven hundred weevils/fifty sweeps. This infestation level was observed only in cultivated lucerne fields of the province Er-Rachidia (previously Ksar-es-Souk) south of the Moroccan Haut-Atlas, a region of developing lucerne cultivation. In North Africa the weevil fauna on *Medicago* was less deversified than in Mediterranean Europe where sixteen species of the same genus may be found. Twelve species of *Sitona* were identified on *Medicago* spp. in Tunisia, six in Algeria, five in Morocco and only four in the Moroccan sites south of the Haut-Atlas. In these heavy infested sites, more than 99 p. 100 of the weevils involved were the North African form of *S. humeralis*, the only species of the *humeralis* complex occuring there, the form which is also responsible for the heavy infestations on annual *Medicago* in south-eastern Australia. As attempts are being made in North Africa to use annual *Medicago* spp. as pasture plants in the Australian manner (Conesa *et al.*, 1974) it seems wise to study the potential of the Moroccan infestations in order to avoid a sequence of events similar to that in south-eastern Australia (Chadwick, 1960).

### *Parasitization of adult* S. humeralis

Out of a total twenty-five thousand reared individuals (eggs, larvae, pupae or adults) only one parasitoid species, *Microctonus aethiopoides* Loan, was obtained from the adult weevils. This braconid had at least five generations per year on a single host generation with parasitization rates varying between 26 p. 100 at the time of new weevil emergence in May to 31 p. 100 in November. The cumulative effect of this single parasitoid during the year caused adult mortalities of at least 80 p. 100 in 1975-76 and the reduction of 50 p. 100 in *Sitona* populations observed between visits in November 1975 and November 1976 were no doubt due to this heavy mortality. In addition to the reduction of the *Sitona* species number, a similar reduction of the weevil parasitoid fauna from ten species (Aeschlimann, 1977), in Europe to the only *M. aethiopoides* in North Africa could be sufficient to explain the lack of stability of *Sitona* populations in newly infested regions.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Acknowledgments

This research is supported by the CSIRO Division of Entomology, Canberra (Australia). The author would like to acknowledge the interest and assistance obtained in Morocco from the Direction de la Recherche Agronomique (Rabat) and from the Station Centrale d'Agronomie Saharienne (Marrakech).

## Résumé

*Pullulation de* Sitona humeralis *Stephens* (Col., Curc.) *sur luzerne cultivée dans le Sud marocain*

En 1975-76, une forte infestation de *Sitona humeralis* Stephens a été découverte dans des luzernières situées au Sud du Haut-Atlas marocain. Les méthodes choisies pour l'échantillonnage des

populations d'adultes, pour l'envoi et l'élevage au laboratoire sont décrites. La faune des sitones semble pauvre en espèces sur les luzernes du Maroc, ainsi que son complexe entomophage. Un seul parasitoïde, *Microctonus aethiopoides* Loan (*Hym., Braconidae*), a été obtenu ; il provoquait en 1975-76 une mortalité annuelle totale évaluée à au moins 80 p. 100 des sitones adultes.

## References

ADLUNG K. G., 1964. Beobachtungen über das Auftreten von Luzern-eschädlingen und ihrer Parasiten. *Ges. Pflanzen*, **16,** 136-140.

AESCHLIMANN J. P., 1977. Notes on *Patasson lameerei* (*Hym.* : *Mymaridae*) an egg-parasitoid of *Sitona* spp. (*Col.* : *Curculionidae*) in the Mediterranean region. *Entomophaga*, **22,** 111-114.

BERRY P. A., PARKER H. L., 1950. Notes on parasites of *Sitona* in Europe, with special reference to *Campogaster exigua* (Meig.) (*Diptera, Larvaevoridae*). *Proc. ent. Soc. Wash.*, **52,** 251-258.

BOURNOVILLE R., DELAUDE A., 1975. Résultats d'enquêtes sur les insectes phyllophages et séminivores de la luzerne porte-graines. *Rev. Zool. agr. Path. vég.*, **74,** 90-107.

CANTOT P., 1976. Influence de l'âge de la culture sur la composition spécifique des populations de sitones (*Sitona* spp., *Col., Curc.*) nuisibles à la luzerne (*Medicago sativa* L.). *Rev. Zool. agr. Path. vég.*, **75,** 141-148.

CHADWICK C. E., 1960. *Sitona humeralis* Steph. (*Coleoptera, Curculionidae*) recorded from New South Wales. *Aust. J. Sci.*, **22,** 453-454.

CONESA A. P., HADJ-MILOUD D. *et al.*, 1974. Etude écologique, Essais de comportement, Sélection (de luzernes annuelles). *Lab. Agric.*, I. N. A. El-Harrach, Alger, 97 p.

DICKLER E., 1968. Untersuchungen zur Besiedlung von wiesennahen Leguminosenkulturen durch Rüsselkäfer. *Z. angew. Entomol.*, **55,** 129-192.

DREA J. J., DYSART R. J., COLES L. W., LOAN C. C., 1972. *Microctonus stelleri* (*Hymenoptera* : *Braconidae* : *Euphorinae*) a new parasite of the alfalfa weevil introduced into the United States. *Can. Entomol.*, **104,** 1445-1456.

HOFFMANN A., 1950. Coléoptères Curculionides (première partie). Faune de France, **52**, 486 p.

LOAN C. C., HOLDAWAY F. G., 1961. *Microctonus aethiops* (Nees) auctt. and *Perilitus rutilus* (Nees) (*Hymenoptera* : *Braconidae*), European parasites of *Sitona* weevils (*Coleoptera* : *Curculionidae*). *Can. Entomol.*, **93,** 1057-1079.

REVIEW OF APPLIED ENTOMOLOGY, 1968-1977. Series A (Agricultural). Comm. Agric. Bur., Comm. Inst. Ent., London, 56-65.

RUPPEL R. F., 1975. Diurnal sampling of the insect complex of alfalfa. *Great Lakes Ent.*, **7,** 113-116.

SOLARI F., 1948. Alcuni nuovi *Sitona* Germar (*Col. Curc.*). *Sitona humeralis* Steph. e forme affini. *Mem. Soc. entomol. Ital.*, **27,** 64-71.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 227-238.

# Epizootie à Vibrionaceae dans les élevages de crevettes Penaeideae *

N. BOEMARE, F. COUSSERANS et J. R. BONAMI

*Station de Recherches de Pathologie comparée, 30380 Saint Christol*
*Laboratoire de Pathologie comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc*
*34060 Montpellier Cedex*

## Résumé

Une épizootie d'origine bactérienne s'est déclarée dans des élevages de Crevettes *Penaeus japonicus* Bate lors de tentatives d'accélération du développement par l'élévation de température des eaux. L'espèce principalement responsable s'est révélée être *Vibrio parahaemolyticus* biot. *alginolyticus* et *Vibrio parahaemolyticus* biot. III.

Une forte mortalité apparaît au moment de la mue du Crustacé. Il a été montré que ces germes font partie de la microflore normale du Crustacé mais qu'ils présentent des potentialités pathogènes très élevées dont les effets peuvent s'exprimer dès qu'un affaiblissement de l'hôte se produit.

## Introduction

La pathologie des Invertébrés marins, et en particulier celle des Crustacés, constitue actuellement un important chapitre au sein de la pathologie des Invertébrés, d'une part à cause des progrès réalisés récemment dans ce domaine, d'autre part, de par l'incidence économique que représentent ces animaux, principalement en raison de l'essor des nouvelles techniques d'aquaculture. Outre les maladies virales (Vago, 1966 ; Bonami et Vago, 1971 ; Bonami, 1974 ; Bazin *et al.*, 1973 ; Couch, 1974), les maladies bactériennes constituent un champ d'investigation majeur dans les recherches pathologiques chez les invertébrés marins. Ainsi certaines affections bactériennes sont connues en tant que facteurs de réduction des populations de Crustacés telle la gaffkémie du Homard, *Homarus americanus* Milne Edwards, due à une bactérie Gram + *Aerococcus viridans* var. *homari* (= *Gaffkia homari*) (Rabin, 1965 ; Stewart *et al.* 1966 ; Cornick et Stewart, 1968). Mais à l'heure actuelle, pratiquement aucune maladie épizootique n'est attribuée à un germe d'origine bactérienne.

Dans le cadre de l'évolution actuelle de l'aquaculture, diverses tentatives d'élevage de crevettes *Penaeus japonicus* ont été entreprises sur le littoral méditerranéen dans des bassins alimentés en eau de mer ainsi que dans des bassins réchauffés afin d'assurer une croissance plus rapide des animaux. En particulier une expérience

* Travail réalisé dans le cadre d'une convention INRA-CNEXO.

d'accélération du développement a été réalisée dans les étangs du delta du Rhône en utilisant des bassins alimentés par les eaux effluentes chaudes d'une centrale thermique. Une forte épizootie est apparue, aussi bien chez les individus juvéniles que les adultes. Cette épizootie reconnue comme étant d'origine bactérienne, a provoqué la mort de tous les animaux soumis à ces essais. Nous nous proposons dans la présente note d'en déterminer et d'en étudier les agents.

## Matériel et méthodes

### I. — *Techniques bactériologiques*

L'hémolymphe des Crevettes est prélevée par ponction cardiaque et ensemencée soit sur bouillon trypticase-soja (TSB) additionné de 2,5 p. 100 de NaCl, soit sur le milieu d'enrichissement sélectif au glucose-sel-teepol (GST) selon Sakazaki *et al.* (1963). L'isolement et la purification sont faits sur le milieu trypticase-soja-agar (TSA) additionné à 2,5 p. 100 de NaCl ou sur le milieu sélectif au saccharose-citrate-sels biliaires-thiosulfate (TCBS) selon Nakanishi (1963) modifié par Kobayashi *et al.* (1963) et recommandé par Fishbein et Wenth (1973) dans la recherche systématique de *Vibrio parahaemolyticus* en bactériologie alimentaire.

Néanmoins, en vue de la distinction entre Pseudomonadaceae et Vibrionaceae nous avons été amené à utiliser le milieu de Kielwein (1969). Les *Vibrio* et *Aeromonas* amylolytiques donnent des colonies jaunes (amidon +) alors que les *Pseudomonas* ne dégradent pas l'amidon. Sur le milieu TCBS, deux biotypes de *V. parahaemolyticus* peuvent être distingués : *V. parahaemolyticus alginolyticus* (Biotype II) saccharose + qui donne des colonies jaunes et *V. parahaemolyticus parahaemolyticus* saccharose — qui donne des colonies à centre bleu (biotype I). Le biotype III donne des résultats variables d'acidification en présence de saccharose (Richard *et al.*, 1974).

La caractérisation des souches ainsi isolées s'effectue selon les méthodes standards de la bactériologie. Y sont adjointes des méthodes spécifiques propres à la détermination des Vibrionaceae, telles que le test Kanagawa (Wagatsuma, 1968) qui est une recherche des hémolysines sur agar, les épreuves d'halophilisme sur gélose de 0,5 à 10,5 p. 100 de NaCl, la recherche de l'essaimage sur milieu faiblement gélosé, la croissance en présence de 0,4 à 0,6 p. 100 de teepol, l'épreuve du Roth-Choléra (Beam, 1959), la culture sur milieu au KCN et la réduction des sulfates et thiosulfates.

En dehors de la détermination des caractères phénotypiques, nous avons également recherché la teneur en bases (guanine et cytosine) de l'ADN selon la méthode de Marmur et Doty (1962). La composition en bases est obtenue à partir de la température de dénaturation de l'ADN révélée par sa courbe de fusion enregistrée sur spectrophotomètre Gilford 2400.

### II. — *Technique d'élevage des Crustacés*

Les Crevettes *Penaeus japonicus* Bate d'une dizaine de grammes chacune, sont maintenues par lots de vingt individus dans des bacs de 50 l alimentés en circuit fermé par de l'eau de mer filtrée. La concentration en sels de l'eau de mer est comprise entre 26 et 32 g/l. L'oxygénation et le brassage de l'eau sont obtenus par diffuseurs

d'air comprimé. La température de la pièce d'élevage est de 16 à 18 °C. Les animaux sont alimentés quotidiennement avec des moules.

### III. — *Techniques de pathologie expérimentale*

A. — *Infection par injection.*

A partir d'un bouillon de culture on établit une série de dilutions logarithmiques dans l'eau de mer stérile et chaque dilution est injectée, à raison de 0,2 ml par individu au niveau intersegmentaire de l'abdomen, à des lots de vingt Crevettes. Des lots témoins de vingt individus sont inoculés avec le même volume d'eau de mer stérile. Les taux de mortalité sont totalisés par la méthode de Reed et Muench (1938) en vue de la détermination de la $DL_{50}$. Parallèlement à l'infection, une numération en boîte de Pétri est effectuée permettant d'établir la correspondance entre la $DL_{50}$ et le nombre de germes.

B. — *Infection par contamination du milieu.*

Les Crevettes ont été infectées par l'intermédiaire de l'eau d'élevage. Le bouillon de culture à tester est incorporé à la concentration de 1 à 5 p. 1 000 selon les essais, dans des bacs d'élevage contenant vingt Crevettes.

C. — *Pouvoir pathogène expérimental sur Vertébrés.*

Deux méthodes ont été suivies. La première, le De-test (De et Chatterje, 1953), consiste à isoler une anse intestinale de lapin et à injecter dans la lumière 1 ml de suspension bactérienne à tester. Après 24 h l'anse est prélevée, le volume de son contenu est mesuré, l'état de la muqueuse est contrôlé et une pièce est fixée pour l'histopathologie. La deuxième épreuve est une injection intrapéritonéale de 1 ml de suspension bactérienne à de jeunes souris en vue d'observer leur mortalité (Sakazaki *et al.*, 1963).

### IV. — *Techniques histopathologiques*

L'hépatopancréas, le tube digestif, le cœur et les branchies des Crevettes infectées, sont fixés dans le liquide de Davidson (éthanol : 120 ml, formaldéhyde à 40 p. 100 : 80 ml, glycérol : 40 ml, eau de mer : 120 ml ; l'acide acétique est ajouté extemporanément à la concentration finale de 10 p. 100). Les pièces incluses dans la paraffine sont coupées et colorées par l'hémalum-picro-indigo-carmin, la méthode de Mann-Dominici et l'Azan de Heidenhain (Martoja et Martoja-Pierson, 1967).

L'examen histopathologique des anses intestinales provenant des biopsies des lapins inoculés selon le De-test est effectué selon les mêmes méthodes de coloration mais après fixation dans le liquide de Bouin-Hollande ou le liquide de Carnoy (Martoja et Martoja-Pierson, 1967).

## Résultats

### I. — *Etude de l'épizootie de la crevette* Penaeus japonicus

Une mortalité massive apparaît dans les élevages, généralement au moment de la mue des animaux, précédée d'une modification de couleur de l'abdomen qui

TABLEAU 1

*Etude bactériologique des souches isolées*

| | Souche type 1 | Souche type 2 | Souche type 3 |
|---|---|---|---|
| Morphologie | Bacilles | Bacilles | Bacilles |
| Ciliature | polaire | polaire | polaire |
| Mobilité | + | + | + |
| Spores | — | — | — |
| Cytochrome-oxydase | + | + | + |
| Nitrates réduits en nitrites | + | + | + |
| Catalase | + | + | + |
| Culture sur milieu au KCN | — | + | ne |
| Réduction des sulfates et thiosulfates | + | + | ne |
| Production de $SH_2$ | — | — | — |
| Production d'indole | + | + | + |
| Roth-Choléra (cholera red test) | + | — | ne |
| Uréase | — | — | — |
| Arginine-dihydrolase | — | — | + |
| Ornithine-décarboxylase | + | + | — |
| Lysine-décarboxylase | + | + | — |
| Tryptophane-désaminase | — | — | — |
| Phénylalanine-désaminase | — | — | — |
| Production d'acétoïne (réaction VP) | — | + | — |
| Acidification du milieu de Clark et Lubs (réaction RM) à 22° | + | + | ne |
| Acidification du milieu de Clark et Lubs (réaction RM) à 37° | + | + | + |
| Assimilation du Citrate de Simmons | + | + | — |
| Malonate | — | — | ne |
| β-galactosidase | + | — | + |
| p. 100 G + C de l'ADN | 46 ± 1 | 46 ± 1 | 62 ± 1 |
| Hydrolyse de la caséine | + | + | + |
| Hydrolyse de la gélatine | + | + | + |
| Désoxyribonucléase | + | + | + |
| Lipase (gélose au tween 80) | + | + | + |
| Lécithinase (gélose au jaune d'œuf) | + | + | + |
| Milieux hostiles : teepol 0,4 p. 100 | + | + | ne |
| teepol 0,6 p. 100 | + | + | ne |
| NaCl 0 p. 100 | + | — | ne |
| NaCl 3,5 p. 100 | + | + | + |
| NaCl 6,5 p. 100 | + | + | ne |
| NaCl 7,5 p. 100 | — | + | ne |
| NaCl 8,5 p. 100 | — | + | ne |
| NaCl 10,5 p. 100 | — | + | ne |
| Diffusion sur agar 1 p. 100 amidon 0,1 p. 100 | — | + | — |
| Hémolyse sang de cheval | — | + | + |
| sang de mouton | — | — | + |
| sang de lapin | — | — | + |
| sang humain | — | — | ne |
| Test de Kanagawa (anaerobiose) | — | — | ne |
| Pathogenicite sur souris | — | + | ne |
| De-test sur lapin | — | + | ne |
| Production de gaz avec les glucides | — | — | — |
| Acidification en présence de : | | | |
| d (—) arabinose | — | — | — |
| l(+) arabinose | — | — | — |
| ribose | + | + | — |

TABLEAU 1 (*suite*)

| | Souche type 1 | Souche type 2 | Souche type 3 |
|---|---|---|---|
| d (+) xylose | — | — | — |
| l (—) xylose | — | — | — |
| rhamnose | — | — | — |
| galactose | + | + | + |
| d (+) glucose | + | + | + |
| d (—) fructose | + | + | + |
| d (+) mannose | + | + | + |
| l(—) sorbose | — | — | — |
| d (+) cellobiose | + | × | + |
| maltose | + | + | + |
| lactose | — | — | — |
| d (+) mélibiose | — | — | — |
| saccharose | + | + | + |
| d (—) tréhalose | + | + | + |
| d (+) mélézitose | — | — | — |
| d (+) raffinose | — | — | — |
| inuline | — | — | — |
| dextrine | + | + | + |
| amylose | — | — | — |
| amidon | + | + | + |
| glycogène | + | + | + |
| méthyl-xyloside | — | × | — |
| méthyl-d-mannoside | — | — | — |
| méthyl-d-glucoside | — | — | — |
| N-acétyl-glucosamine | + | + | + |
| amygdaline | — | — | — |
| arbutine | — | — | — |
| esculine | V | V | — |
| salicine | — | — | — |
| glycérol | — | + | — |
| érythritol | — | — | — |
| adonitol | — | — | — |
| dulcitol | — | — | — |
| méso-inositol | — | — | — |
| mannitol | + | + | + |
| sorbitol | — | — | — |

+ = caractère positif.
— = caractère négatif.
× = caractère tardivement positif.
V = résultat variable.
ne = épreuve non effectuée pour la souche considérée.

devient blanchâtre et une coloration rougeâtre des uropodes et du telson. L'abdomen est fortement courbé, son point de flexion se situe au niveau du troisième segment abdominal. Des signes de déséquilibre à la nage apparaissent progressivement et les individus se renversent sur le dos avant la mort. L'hémolymphe est opaque et son temps de coagulation plus tardif. L'examen microscopique permet de reconnaître une septicémie bactérienne.

L'analyse chimique des eaux n'a pas apporté d'éléments déterminants dans le sens d'une pollution définie des lieux d'élevage. Sur des spécimens provenant d'élevage à la température normale des cas isolés peu fréquents répondant aux mêmes critères de mortalité, sans commune mesure avec l'épizootie en « eau chaude », ont

été reconnus. Au cours de l'épizootie, les septicémies se produisent en général au moment de la mue du Crustacé.

### II. — *Isolement des germes responsables*

A partir des sujets malades les recherches de champignons et de virus ont donné des résultats négatifs. Seuls les isolements bactériens ont été positifs. Sur la centaine de prélèvements effectués chez les individus moribonds, on rencontre uniquement des bacilles Gram-, asporulés, à ciliature polaire, très mobiles, oxydase positive, attaquant les glucides par voie fermentative sans production de gaz. Ces Vibrionaceae font l'objet des études ci-après de bactériologie et de pathologie expérimentale.

### III. — *Etude bactériologique*

Les isolements obtenus à partir des Crustacés atteints de septicémie peuvent être regroupés en trois souches types représentant trois taxons différents : deux appartiennent au genre Vibrio et un au genre Aeromonas. L'ensemble de leurs propriétés phénotypiques et génotypiques est consigné dans le tableau I. Le tableau II donne les antibiogrammes des différentes souches.

TABLEAU 2

*Antibiogrammes des souches isolées*

| | Souche type 1 | Souche type 2 | Souche type 3 |
|---|---|---|---|
| Ampicilline | R | R | R |
| Carbenicilline | R | R | R |
| Cefalotine | R-L | R | S |
| Chloramphénicol | S | S | S |
| Chlortétracycline | R | R | R |
| Colistine | R | S | S |
| Gentamicine | R-L | R-L | R-L |
| Kanamycine | R-L | R-L | R-L |
| Polymyxine B | R-L | R-L | S |
| Streptomycine | S | S | S |
| Tabramycine | R-L | R-L | R-L |
| Tétracycline | R | R | R |
| Sulfamides forts | S | S | S |
| Bactrim | S | S | S |
| Acide nalidixique | S | S | S |
| Furfadoïne | S | S | S |

R = résistant ; S = sensible ; R-L = résistance limite.

Le taxon 1 peut être considéré comme *Vibrio parahaemolyticus* biotype III en raison de son halophilisme modéré (0,5 à 7 p. 100 de NaCl) et des caractères suivants : B-galactosidase +, saccharose +, VP —, l'absence d'essaimage sur milieu à l'amidon (Richard *et al.*, 1974). Ce biotype n'est pas pathogène pour la souris et le lapin et ne

provoque pas d'hémolyse. L'ensemble des autres propriétés est conforme à la description du Bergey's manual (Buchanan et Gibbons, 1974).

Le deuxième taxon qui regroupe la plupart des souches isolées répondant aux mêmes caractères est *Vibrio parahaemolyticus* biotype *alginolyticus* (Sakazaki, 1968) parce qu'il diffuse sur l'agar-amidon, est VP +, B-galactosidase —, et que son halophilisme est accentué (10 p. 100 NacCl). Ce taxon est pathogène par injection intrapéritonéale pour la souris et provoque un De-test positif chez le lapin ainsi qu'une hémolyse partielle (Sakazaki *et al.*, 1968).

Les isolements regroupés par leur identité de caractères dans le taxon 3 se distinguent aisément des précédents par les propriétés majeures du genre *Aeromonas* (ADH +, ODC—, LDC—, p. 100 G + C de l'ADN égal à 62 p. 100 : Sakazaki *et al.*, 1967). L'ensemble des autres activités enzymatiques nous le fait rapprocher de l'espèce *Aeromonas hydrophila* biotype *proteolytica* (Buchanan et Gibbons, 1974).

Les antibiogrammes ne montrent pas de distinction majeure entre les trois espèces. Elles sont sensibles au chloramphénicol, à la streptomycine, aux sulfamides forts, au bactrim, à l'acide nalidixique et au furadoïne ce qui représente un intérêt certain en vue d'un traitement chimiothérapique. Le taxon 1 présente une résistance limite à la céphalotine, alors que le taxon 2 est résistant et le taxon 3, sensible. Vis-à-vis de la colistine les taxons 2 et 3 sont sensibles et le taxon 1 résistant. Enfin le taxon 3 est sensible à la polymyxine B alors que les deux autres ont une résistance limite.

Une attention particulière sera portée à la mise en évidence des propriétés liées au pouvoir pathogène et, en particulier, à la recherche de l'action des toxines. Déjà il convient de souligner la présence d'hémolysines, de diverses protéases, d'une lipase, d'une désoxyribonucléase et d'une lécithinase qui sont toutes des exoenzymes susceptibles de participer au pouvoir pathogène.

En fonction de la fréquence d'apparition des souches dans les différents isolements effectués à partir des individus malades récoltés dans les bassins d'élevage l'importance relative des souches se répartit comme suit :

TABLEAU 3

| | |
|---|---|
| *Vibrio parahaemolyticus* Biotype III ..... | 15 p. 100 |
| *Vibrio parahaemolyticus alginolyticus*..... | 53 p. 100 |
| *Aeromonas hydrophila proteolytica* ..... | 31 p. 100 |

### IV. — *Etude expérimentale de l'action pathogène vis-à-vis du Crustacé*

Afin de vérifier la pathogénicité des souches isolées, des essais d'infection par inoculation et par contamination des bacs d'élevage contenant des Crevettes saines ont été réalisés.

#### A. — *Tests d'inoculation.*

Toutes les souches (*Aeromonas* et *Vibrio*) sont pathogènes par inoculation. La $DL_{50}$ rapportée au poids vif de Crustacé (par gramme) calculée selon la méthode décrite est comparée à la numération bactérienne établie avec les mêmes dilutions (tabl. 4).

TABLEAU 4

*Correspondance entre la* $DL_{50}$ *et le nombre de bactéries*

| |
|---|
| $DL_{50}$ de *Vibrio parahaemolyticus* Biotype III = 6 à 60 bactéries |
| $DL_{50}$ de *Vibrio parahaemolyticus alginolyticus* = 1,5 à 15 bactéries |
| $DL_{50}$ d'*Aeromonas hydrophila proteolytica* = 3 à 30 bactéries |

La $DL_{50}$ est rapportée au gramme de poids vif du Crustacé-hôte, *Penaeus japonicus* Bate, employé pour les inoculations des dilutions logarithmiques des souches bactériennes isolées.

B. — *Tests de contamination du milieu d'élevage.*

Par contamination de l'eau d'élevage avec une souche de *Vibrio parahaemolyticus alginolyticus*, employée à la concentration de 20 000 germes/ml, une forte mortalité apparaît dans les 48 h. Une contamination plus modérée du bac d'élevage (1 000 germes/ml) n'a pas d'effet immédiat. Après 15 à 20 j les mortalités se déclarent au moment de la mue du Crustacé. Les résultats sont moins prononcés avec *Vibrio parahaemolyticus* Biotype III.

Des essais d'infection par ingestion en contaminant l'alimentation (moules) des Crevettes produisent également une mortalité différée, mais toujours certaine, dont le délai d'apparition est de l'ordre de 20 j. Tous les cas de mortalité enregistrés ont été contrôlés bactériologiquement afin de s'assurer que les bactéries responsables de la mort des individus étaient bien celles qui avaient été introduites.

Par contamination de l'eau d'élevage ou de la nourriture par *Aeromonas hydrophila proteolytica* à forte ou faible concentration, aucune mortalité n'est observée.

C. — *Histopathologie des Crevettes infectées.*

L'étude histopathologique montre et confirme l'état septicémique chez les individus moribonds. Aucune altération cytologique ou tissulaire antérieure à cette septicémie n'est observée, en particulier au niveau branchial et intestinal. Des images de phagocytose par les hémocytes traduisent une défense cellulaire de *P. japonicus* vis-à-vis des Vibrionaceae mais toujours insuffisante pour enrayer l'évolution du processus morbide. Lorsque la septicémie est généralisée, une dégénérescence nucléaire et cytoplasmique se produit dans les épithélium branchial et intestinal. Cette phase finale correspond aux symptômes de déséquilibre et de coloration notés à propos de la description du syndrome.

## V. — *Action pathogène chez les Vertébrés et histopathologie*

Comme il a été relaté plus haut, les souches de *Vibrio parahaemolyticus alginolyticus* peuvent avoir un léger effet pathogène chez les Vertébrés à l'inverse des autres Vibrionaceae isolés au cours de l'étude de cette épizootie. Pour noter cette action des conditions spéciales doivent être remplies : choisir des souris juvéniles

ou isoler du reste du tractus digestif, par des ligatures, des segments intestinaux de lapin.

L'injection intrapéritonéale de 1 ml de suspension de la souche bactérienne précédente à des souris de 15 j provoque une septicémie et la mort en 48 h. On constate lors de l'autopsie pratiquée 24 h après l'opération sur le lapin selon le protocole du « De-test » (De et Chatterje, 1953), que des anses ligaturées et inoculées avec une suspension des mêmes germes sont œdémateuses. L'expérience témoin constituée par l'injection d'une solution physiologique stérile dans des anses ligaturées n'engendre pas d'exudation. L'examen histopathologique des segments intestinaux, dilatés par l'altération de la perméabilité cellulaire induite par la bactérie, ne permet pas de discerner cependant des lésions significatives après 24 h d'expérience.

### VI. — *Prophylaxie et thérapeutique*

La nourriture contaminée pouvant engendrer un syndrome équivalent à celui observé dans les conditions de l'élevage à grande échelle, il a été proposé de fournir au cours de l'élevage des Crevettes en « eau chaude » de la nourriture préalablement cuite. Cette méthode, jointe à des mesures d'hygiène par désinfection des bassins et une surveillance sanitaire rigoureuse des individus, concourt à réduire la maladie à un niveau enzootique. Enfin une thérapeutique plus coûteuse peut être envisagée sur la base des informations fournies par les antibiogrammes précédents lorsque des cas aigus apparaîtront. Des traitements à base de furadoïne sont efficaces.

## Discussion et conclusions

Les Vibrionaceae comprenant pour l'essentiel les genres *Aeromonas* et *Vibrio* (Véron, 1965) sont rendues responsables de plus en plus d'enzooties ou d'épizooties chez les Vertébrés et les Invertébrés. Les causes et les modalités de l'instauration de ces maladies sont le plus souvent confuses car elles font appel aussi bien à des facteurs écologiques qu'à des déficiences physiologiques favorables à l'apparition d'une septicémie.

Il en est de même des *Vibrio* halophiles isolés du milieu marin, tel *Vibrio parahaemolyticus* (le plus souvent le biotype I), agent étiologique de nombreux empoisonnements liés à la consommation de coquillages, de crustacés et de poissons crus au Japon pendant la saison estivale (Sakazaki *et al.*, 1963). Cet agent est à l'origine des gastro-entérites humaines avec vomissements et diarrhées et a été retrouvé en différents points du globe aussi bien dans les eaux des mers littorales que dans les produits de la pêche : aux Etats-unis dans la région du Puget Sound (Baross et Liston, 1968), dans le Golfe du Mexique d'échantillons analogues (Ward, 1968), sur la côte orientale dans la baie de Chesapeake (Colwell *et al.*, 1973), sur les côtes des provinces maritimes du Canada (Thomson et Trénholm, 1971). En France les pratiques culinaires touchant à la consommation des Poissons et des Crustacés, mangés cuits, diminuent le pourcentage de risque bien que des contaminations de cet ordre puissent être enregistrées sporadiquement en conchyliculture (Richard *et al.*, 1974).

En dehors du fait que ces souches de *Vibrio parahaemolyticus* biotype I peuvent avoir une action dangereuse pour l'homme en provoquant des gastroentérites, des

biotypes ou des sous-espèces voisins peuvent provoquer des maladies chez les Invertébrés marins. C'est ainsi que Vanderzant *et al.* (1970) ont montré son action pathogène chez la Crevette *Penaeus setiferus* L. dans le Golfe du Mexique. Si l'on donne en nourriture des *P. setiferus* contaminées à des *Penaeus aztecus* Ives ou que l'on contamine l'eau d'élevage avec *Vibrio parahaemolyticus*, *P. aztecus* contracte la maladie. Kranz *et al.* (1969) et Pishbein *et al.* (1970) ont observé que *Vibrio parahaemolyticus* pouvait être pathogène pour le Crabe *Callinectes sapidus* Rathbun de la baie de Chesapeake. Lichtner et Lewis (1975) relèvent un taux de mortalité relativement faible, de l'ordre de 10 p. 100, provoquée par des espèces de Vibrionaceae voisines de *Vibrio parahaemolyticus* chez les Crevettes *Penaeus aztecus*, *P. setiferus* et *Penaeus duorarum* Burkenroad dans la baie de Galveston (U. S. A.). Ces enzooties à *Vibrio alginolyticus*, *Vibrio anguillarum* et *Aeromonas* sp. peuvent occasionnellement se transformer en épizooties.

Les résultats qui viennent d'être rapportés montrent que *V. parahaemolyticus* et des Vibrionaceae d'espèces ou sous-espèces voisines sont des pathogènes potentiels pour les Invertébrés. En effet, ils fournissent un certain éclaircissement quant au mécanisme du déclenchement de l'épizootie dans les bassins d'élevage. Compte tenu que le germe a été retrouvé dans le biotope initial, qu'aucune substance toxique connue pour ces animaux n'ait été décelée dans l'eau d'alimentation du nouveau site d'élevage, seule la température a été retenue comme cause prédisposante au déclenchement de l'épizootie. La mortalité ne se déclare que lors d'une période de sensibilité particulière dans le développement du Crustacé : la mue. En effet, nous avons montré qu'une contamination à forte concentration par les souches de *Vibrio* pouvait avoir un effet direct dans les 48 h, mais qu'à des concentrations plus faibles (« naturelles ») cette mortalité ne se produisait qu'au moment de la mue. Nous sommes donc en présence de germes potentiellement pathogènes dont les effets ne peuvent être constatés qu'à la faveur de conditions particulières d'élevage. Nous soulignons l'importance d'une surveillance sanitaire des élevages d'Invertébrés conduits dans des conditions infranaturelles.

Ces travaux sont poursuivis, en particulier sur le plan physiopathologique, en vue de préciser la voie d'accès de ces bactéries et leurs modalités d'action.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Remerciements

Nous remercions les Docteurs Le Minor et Richard de l'Institut Pasteur pour la confirmation de nos résultats des déterminations bactériologiques ainsi que M. Ledoux (C. T. G. R. E. F.) qui nous a fait parvenir les spécimens malades ainsi que ses observations sur les élevages en eau réchauffée.

## Summary

*Epizootic bacterial disease in* Penaeus japonicus *bate shrimps*

An epizootic bacterial disease occurred in *Penaeus japonicus* bates during attempts to accelerate the development of the penaeid shrimp by raising the temperature of the culture water. The causal bacteria were revealed to be chiefly *Vibrio parahaemolyticus* biot. *alginolyticus* and *Vibrio parahaemolyticus* biot. III.

The mortality rate was very high during the shrimp molting. It has been shown that the bacteria belong to the normal microflora of the penaeid shrimp but are potentially highly pathogenic and become lethal as soon as a host weakening occurs.

## Références bibliographiques


BAROSS J., LISTON J., 1968. Isolation of *Vibrio parahaemolyticus* from the Northwest Pacific. *Nature* (London), **217,** 1263.

BAZIN F., MONSARRAT P., BONAMI J. R., CROIZIER G., MEYNADIER G., QUIOT J. M., VAGO C., 1975. Particules d'allure virale de type Baculovirus observées chez le crabe *Carcinus maenas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **38,** 205-208.

BEAM W. E., 1959. Effect of excess nitrate on tests for indole and the cholera red reaction. *J. Bacteriol.*, **77,** 328-330.

BONAMI J. R., 1974. Recherche sur la paralysie virale du Crustacé Décapode *Macropipus depurator* L. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **37,** 387-389.

BONAMI J. R., VAGO C., 1971. A virus of a new type pathogenic to Crustacea. *Experientia*, **27,** 1363.

BUCHANAN R. E., GIBBONS N. E., 1974. « Bergey's manual of determinative bacteriology », 8th edition, Williams and Wilkins, Baltimore.

COLWELL R. R., LOVELACE T. E., WAN L., KANETO T., STALEY T., CHEN P. K., TUBIASH H., 1973. *Vibrio parahaemolyticus*, Isolation, identification, classification and ecology. *J. Milk Food Technol.*, **36,** 202-213.

CORNICK J. W., STEWART J. E., 1968. Interaction of the pathogen, *Gaffkya homari*, with natural defense mechanisms of *Homarus americanus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **25,** 695-709.

COUCH J. A., 1974. An enzootic nuclear polyhedrosis virus of pink shrimp : Ultrastructure prevalence and enhancement. *J. Invertebr. Pathol.*, **24,** 311-331.

DE S. H., CHATTERJE D. N., 1963. An experimental study of the mechanism of action of *Vibrio cholerae* on the intestinal mucous membrane. *J. Pathol. Bacteriol.*, **66,** 559-562.

FISHBEIN M., WENTZ B., 1973. *Vibrio parahaemolyticus* methodology for isolation from seafoods and epidemic specimens. *J. Milk. Food. Technol.*, **36,** 118-123.

FISHBEIN M., MEHLMAN I. J., PITCHER J., 1970. Isolation of *Vibrio parahaemolyticus* from the processed meat of Chesapeake Bay blue crabs. *Appl. Microbiol.*, **20,** 176-178.

KIELWEIN G., 1969. Ein Nährboden zur selektiven Züchtung von Pseudomonaden und Aeromonaden. *Arch. Lebensmittelhyg.*, **20,** 131-133.

KOBAYASHI T., ENOMOTO R., SAKAZAKI R., KUWAHARA S., 1963. A new selective isolation medium for pathogenic vibrios : TCBS agar. *Jap. J. Bacteriol.*, **58,** 387-391.

KRANTZ G. E., COLWELL R. R., LOVELAGE E., 1969. Isolation of *Vibrio parahaemolyticus* from dresses blue crabs (*Callinectes sapidus*) in Chesapeake Bay. *Science*, **564,** 1286-1287.

LIGHTNER D., LEWIS D., 1975. Septicemic bacterial disease syndrome of Penaeid shrimp. *Mar. Fish. Rev.*, **37,** 25-28.

MARMUR J., DOTY P., 1962. Determination of the base composition of deoxyribonucleic acid from its thermal denaturation temperature. *J. Mol. Biol.*, **1,** 109-118.

MARTOJA R., MARTOJA-PIERSON M., 1967. *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. 345 p., Masson, Paris.

NAKANISHI Y., 1963. An isolation agar medium for cholera and enteropathogenic halophilic vibrios. *Modern Media*, **9,** 246.

RABIN H., 1965. Studies on gaffkemia, a bacterial disease of the American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards). *J. Invertebr. Pathol.*, **7,** 391-397.

REED L., MUENCH H., 1938. A simple method of estimation fifty percent end point. *Amer. J. Hyg.*, **27,** 495-497.

RICHARD C., GIAMMANCO G., POPOFF M., 1974. *Vibrio parahaemolyticus*. Isolement et diagnostic bactériologique. *Ann. Biol. Clin.*, **32,** 33-40.

SAKAZAKI R., 1968. Proposal of *Vibrio alginolyticus* for the biotype 2 of *Vibrio parahaemolyticus*. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, **25,** 359-362.

SAKAZAKI R., IWANAMI S., FUKUMI H., 1963. Studies on the enteropathogenic facultatively halophilic bacteria, *Vibrio parahaemolytic*. I. Morphological, cultural and biochemical properties and its taxonomical position. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, **16,** 161-188.

SAKAZAKI R., GOMEZ C. Z., SEBALD M., 1967. Taxonomical studies of the so-called NAG vibrios. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, **20,** 265-280.

SAKAZAKI R., TAMURA K., KATO T., OBARA Y., YAMAI S., HOBO K., 1968. Studies on the enteropathogenic, facultatively hapophilic bacteria, *Vibrio parahaemolyticus*. III. Enteropathogenicity. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, **25,** 325-331.

STEWART J. E., CORNICK J. W., SPEARS D. I., 1966. Incidence of *Gaffkya homari* on natural lobster (*Homarus americanus*) populations of the atlantic region of Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23,** 1325-1330.

THOMSON W. K., TRENHOLM D. A., 1971. The isolation of *Vibrio parahaemolyticus* and related hapophilic bacteria from Canadian Atlantic shellfish. *Can. J. Microbiol.*, **57,** 545.

VAGO C., 1966. A virus disease in Crustacea. *Nature* (London), **209,** 1290.

VANDERZANT E., NICKELSON R., PARKER J. C., 1970. Isolation of *Vibrio parahaemolyticus* from Gulf Coast shrimp. *J. Milk Food Technol.*, **33,** 161-162.

VERON M., 1965. La position taxonomique des *Vibrio* et de certaines bactéries comparables. *C. R. Acad. Sci.*, **261,** 5243-5246.

WAGATSUMA S., 1968. A medium for the test of the hemolytic activity of *Vibrio parahaemolyticus*. *Media Circle*, **12,** 159.

WARD B. Q., 1968. Isolation of organisms related to *Vibrio parahaemolyticus* from American estuarine sediments. *Appl. Microbiol.*, **16,** 543-546.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 239-244.

# Organisation particulière des tubes de Malpighi chez deux familles de Trichoptères : les Glossomatides et les Hydroptilides

C. DENIS et B. LE GARFF

*Laboratoire de Biologie Animale 1er Cycle. Université de Rennes*, 35031 *Rennes Cedex*

## Résumé

Le système malpighien des Glossomatidés et des Hydroptilidés présente un schéma d'organisation différent de celui des autres Trichoptères, mais comparable à celui des Lépidoptères : au lieu de déboucher séparément dans le tube digestif, les six tubes sont réunis en deux groupes de trois, reliés à celui-ci par deux troncs basilaires.

En dehors de la forme tubulaire des cellules qui semble propre aux Glossomatidés et aux Hydroptilidés, par ses autres caractéristiques le système malpighien des deux familles est plus proche de celui des autres Trichoptères que de celui des Lépidoptères : cellules de différentes tailles (plusieurs degrés de polyploïdie), forme subcirculaire des noyaux, absence de structures spécialisées dans les troncs basilaires, permanence du système lors de la métamorphose. Les deux dernières caractéristiques se retrouvent toutefois chez certains Lépidoptères primitifs.

Le système malpighien des Trichoptères a fait l'objet de quelques publications, notamment celles de Lauterborn et Rimsky-Korsakow (1903), Lubben (1907), Branch (1922), Glasgow (1936), Lepneva (1964). Les travaux se rapportent aux Hydroptilidés, Hydropsychidés, Philopotamidés et Limnéphilidés. Nous avons nous-mêmes observé ce système chez des espèces appartenant à plusieurs autres familles : Polycentropidés, Psychomyiidés, Phryganéidés, Leptoceridés, Goeridés, Sericostomatidés et Lépidostomatidés. Toutes les espèces examinées possèdent six tubes de Malpighi. Et en règle générale, ces six tubes sont insérés séparément sur le tube digestif, à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur. Leurs insertions sont disposées symétriquement par rapport au plan sagittal du corps. Cependant une exception a été signalée, c'est le cas d'un Hydroptilidé, *Ithytrichia lamellaris*, où les trois tubes situés de chaque côté du corps confluent entre eux et où l'ensemble du système est alors relié au tube digestif par deux rameaux symétriques seulement (Lauterborn et Rimsky-Korsakow, 1903).

Ce travail a pour but d'étudier plus en détail le système malpighien des Hydroptilidés et de mettre en évidence les analogies de ce dernier avec celui d'une famille proche : les Glossomatidés.

## Matériel et méthode

Nos observations se rapportent aux espèces suivantes :

Pour les Glossomatidés, *Agapetus fuscipes* Curtis, très répandue en Bretagne, ainsi que deux espèces dont les larves vivent dans les ruisseaux de la forêt de Rennes, *Agapetus delicatulus* Pictet et *Synagapetus moselyi* Ulmer. La dernière espèce fut mentionnée pour la première fois en France, en Auvergne par Beaudoin et Decamps (1973).

Pour les Hydroptilidés, *Ithytrichia lamellaris* Eaton récoltée dans le Couesnon et deux espèces dont les larves ont été trouvées dans la forêt de Rennes, *Hydroptila* sp. dans les ruisseaux et *Tricholeiochiton fagesi* Guinard dans l'étang de Maffrais.

Notre étude a été effectuée sur des larves du dernier stade, des nymphes et des adultes.

Après dissection, les tubes de Malpighi ont été fixés sur lame par le mélange de Duboscq-Brasil et colorés par la réaction nucléale de Feulgen et le vert lumière.

## Le système malpighien

Les Glossomatidés et les Hydroptilidés, et tant les larves que les adultes, possèdent, comme les autres Trichoptères, six tubes de Malpighi mais ceux-ci sont réunis en

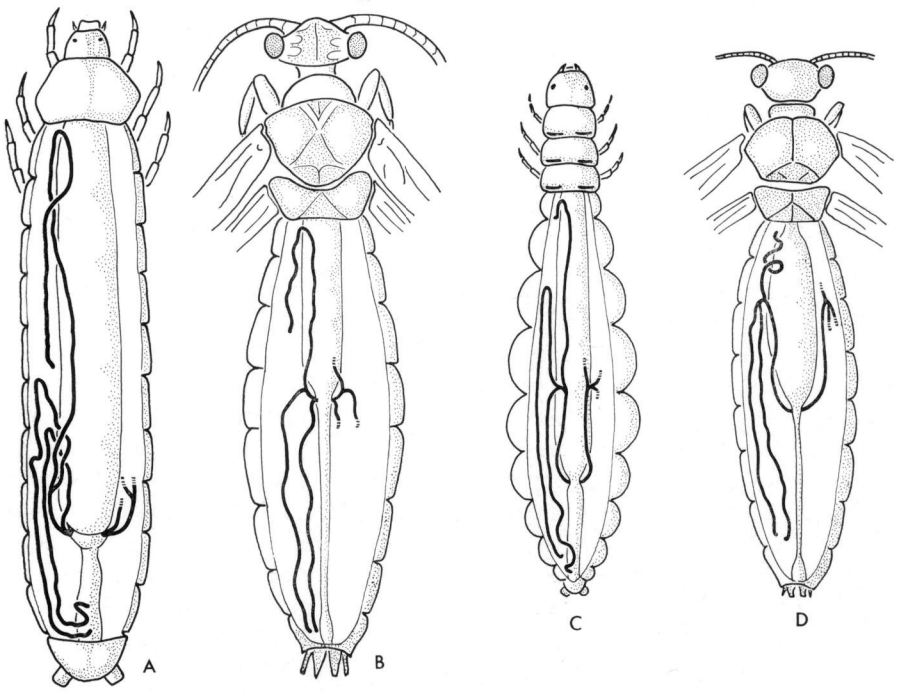



FIG. 1. — *Disposition du système malpighien par rapport au tube digestif* : A et B, larve et adulte de Glossomatidé ; C et D, larve et adulte d'Hydroptilidé.

deux groupes symétriques de trois. Chaque groupe est issu d'un tronc basilaire inséré sur le tube digestif. De ce tronc partent deux branches dont l'une constitue un premier tube de Malpighi, tandis que l'autre forme un segment d'où naissent par dichotomie les deux autres tubes. Chez les Glossomatidés (fig. 3 B) le segment compris entre les deux ramifications est trois fois plus long que le tronc basilaire très court, situé entre le tube digestif et la première ramification. Chez les Hydroptilidés (fig. 3 C), au contraire, le tronc basilaire est très long et le segment compris entre les deux ramifications est environ dix fois plus court que lui.

Les deux troncs basilaires sont insérés sur le tube digestif en position latérodorsale. Les tubes de Malpighi sont tout d'abord orientés vers l'avant du corps. De chaque côté de l'intestin, un tube atteint le thorax, voire même le prothorax chez la larve de Glossomatidé, tandis que les deux autres tubes changent assez tôt de direction et vont alors vers l'arrière du corps jusqu'au niveau de l'ampoule rectale. Chez les Hydroptilidés (fig. 1 C et D) c'est le tube formé lors de la première dichotomie qui s'étend vers l'avant, tandis que chez les Glossomatidés (fig. 1 A et B) c'est l'un de ceux qui résultent de la seconde dichotomie. Sur l'ensemble de leur trajet, les tubes de Malpighi des deux familles étudiées sont très peu contournés.

Chez les Glossomatidés et les Hydroptilidés, chaque tube apparaît constitué par la juxtaposition de cellules elles-mêmes tubulaires, dont les limites se situent dans des plans obliques. Ces cellules de grande taille sont hautement polyploïdes ; leur noyau est large et plat. De place en place, mais de façon irrégulière, une cellule moins polyploïde, deux à quatre fois plus petite s'intercale (fig. 2 A et B). Chez les Hydroptilidés, chaque tube de Malpighi comprend une vingtaine de cellules seulement ; chez les Glossomatidés, ce nombre est de cinquante à soixante-dix. Dans la partie basale,

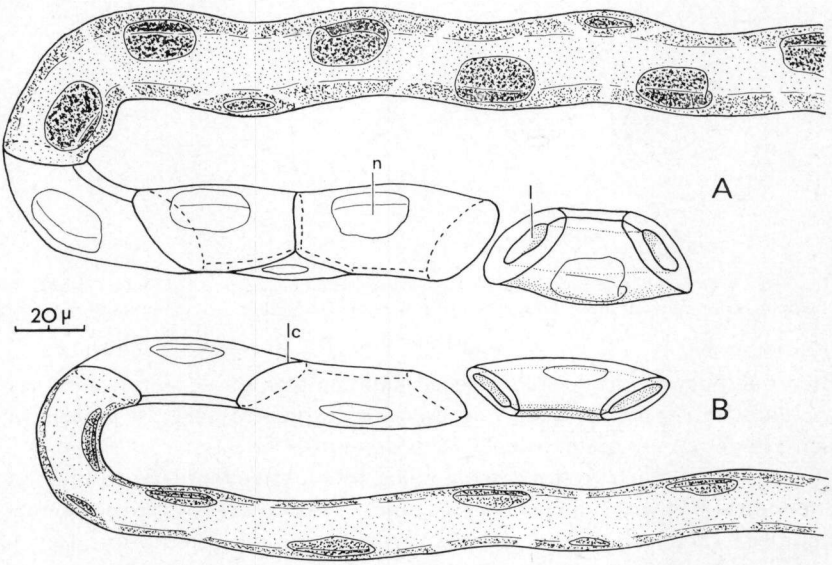



FIG. 2. — *Portion de tube de Malpighi d'un Glossomatidé* : Synagapetus moselyi (A) *et d'un Hydroptilidé* : Hydroptila *sp.* (B) *et au centre, schémas de l'arrangement cellulaire et d'une cellule isolée.* n : noyau ; L. C. : limite cellulaire ; L : lumière du tube.

qui se raccorde avec le tube digestif, le système malpighien présente des cellules sensiblement plus petites que dans les tubes proprement dits. Et dans cette zone la structure tubulaire résulte de l'accolement de deux ou trois cellules incurvées.

Le système malpighien persiste lors de la métamorphose. On remarque seulement que les cellules sont légèrement plus petites chez l'adulte que chez la larve âgée.

## Discussion

Le regroupement chez les Glossomatidés et les Hydroptilidés des six tubes de Malpighi en deux faisceaux de trois (fig. 3 B et C) est une particularité intéressante. En effet, si cette organisation diffère de celle existant dans les autres familles de Trichoptères déjà étudiées, où les six tubes partent séparément du tube digestif (fig. 3 A), elle est comparable à celle décrite depuis longtemps chez la plupart des Lépidoptères (fig. 3 D) par de nombreux travaux dont Poll (1939) fit la synthèse. Et les points d'insertion du système malpighien sur le tube digestif sont situés, chez les deux familles étudiées, en position latéro-dorsale, comme chez les Lépidoptères.

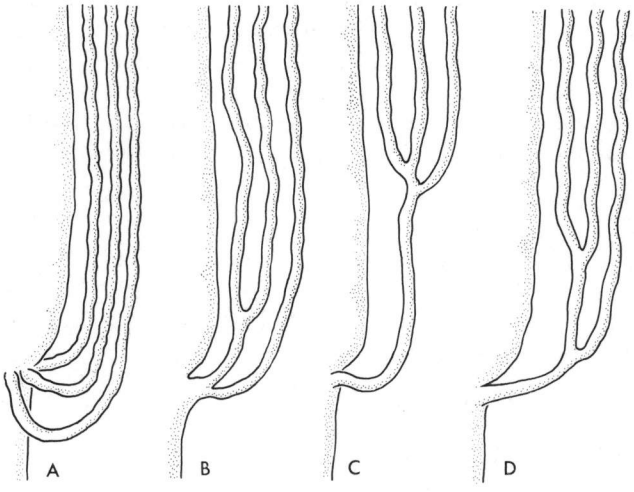



FIG. 3. — *Schéma de l'organisation du système malpighien à partir du tube digestif.*
A : Trichoptères en général ; B : Glossomatidés ; C : Hydroptilidés ; D : Lépidoptères en général.

Bien que par son organisation, le système malpighien des Glossomatidés et des Hydroptilidés se rapproche beaucoup de celui des Lépidoptères, il présente un certain nombre de points communs avec celui des autres Trichoptères.

Nous avons vu que chez les deux familles, les tubes de Malpighi s'étendaient dans tout l'abdomen. Il en va de même chez les autres Trichoptères. A titre de comparaison, signalons que chez les larves de Lépidoptères, ils sont en général localisés dans les deux tiers postérieurs de l'abdomen.

Lépidoptères et Trichoptères ont des tubes de Malpighi à cellules hautement polyploïdes. Ce processus conduit souvent à une lobation importante des noyaux chez

les premiers, tandis que chez les Glossomatidés et les Hydroptilidés, les noyaux gardent un contour grossièrement circulaire, comme chez la plupart des autres Trichoptères. Les seules exceptions connues sont celles des Hydropsychidés (Glasgow, 1936) et des Leptocéridés (observations personnelles chez *Athripsodes* sp.) où les noyaux sont allongés et tendent à se ramifier.

Du point de vue cytologique, il faut encore souligner les autres caractéristiques suivantes à propos des deux familles étudiées :

— L'existence de plusieurs degrés de polyploïdie. Cette particularité se retrouve chez d'autres Trichoptères (observations personnelles), et d'autres insectes (Razet, 1976). Nous ignorons pourquoi les cellules malpighiennes des Trichoptères atteignent ainsi des degrés différents de polyploïdie.

— La forme tubulaire de la plupart des cellules. Ce caractère qui semble propre aux Glossomatidés et aux Hydroptilidés représente en fait un cas limite. Chez les autres Trichoptères et chez les Lépidoptères, les tubes de Malpighi sont généralement construits à partir d'une double rangée de cellules en forme de losanges incurvés se faisant face et s'emboîtant. Dans le cas présent, les cellules se sont refermées sur elles-mêmes.

La partie basale du système malpighien des Glossomatidés et des Hydroptilidés ne présente aucune différenciation notable, tout comme chez les autres Trichoptères, mais aussi comme chez un groupe de Lépidoptères primitifs, les Hépialidés (Le Garff, travail en cours). Chez les autres Lépidoptères, cette zone possède une structure particulière et notamment un anneau de petites cellules qui dans certains cas, au moins, constitue un disque imaginal (Le Garff et Allegret, 1973).

Enfin la permanence du système malpighien durant toute la vie de l'animal chez les Glossomatidés et les Hydroptilidés rapproche également ces deux familles des autres Trichoptères, mais aussi de certains Lépidoptères proches de ces derniers : les Hépialidés où le système persiste, là aussi, en totalité. Chez les autres Lépidoptères, des remaniements plus ou moins profonds se produisent lors de la métamorphose, e cas extrême étant le renouvellement complet du système chez *Galleria mellonella* et chez les Tinéidés (Le Garff, 1972, 1974, 1976 et travaux en cours).

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Peculiar organization of the malpighian tubules in two families of Trichoptera : the Glossomatidae and the Hydroptilidae*

Whereas most families of *Trichoptera* have six independant malpighian tubules, in *Glossomatidae* and *Hydroptilidae* these six elements are collected in two groups of three and connected to the gut by two basilar vessels, like in *Lepidoptera*.

Except the tubular shape of the cells that seems to be peculiar to *Glossomatidae* and *Hydroptilidae*, the malpighian system of the two families is nearer to that of the other *Trichoptera* than to the *Lepidoptera* one : cells of different sizes (several degrees of polyploidy), subcircular shaped nuclei, no specialized structures in basilar vessels, permanence of the system during metamorphosis. The two last caracteristics exist however, in some primitive *Lepidoptera*.

## References

BRANCH H. E., 1922. A contribution to the knowledge of the internal anatomy of Trichoptera. *Ann. Entomol. Soc. America*, **15,** 256-276.

GLASGOW A. L., 1936. Internal anatomy of a caddis (*Hydropsyche colonica* Mac Lachl). *Quart. J. Micros. Science. London*, **79,** 151-179.

LAUTERBORN R., RIMSKY-KORSAKOW M., 1903. Eine merkwürdige Hydroptilidenlarve (*Ithytrichia lamellaris* Eaton). *Zool. Anz.*, **26,** 280-288.

LE GARFF B., 1972. Contribution à l'étude du système malpighien et de son développement chez *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère, Pyralide). *Thèse de 3e cycle. Rennes*, 135 p.

LE GARFF B., 1974. Contribution à l'étude de la métamorphose du système malpighien de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère, Pyralide). *Bull. Soc. Zool. France*, **99,** 3, 377-390.

LE GARFF B., 1976. Organogenèse de l'appareil malpighien imaginal de *Monopis crocicapitella* (Clem). (Lépidoptère, Tinéide). Evolution d'un disque imaginal. *Bull. Soc. Zool. France*, **101,** 3, 399-405.

LE GARFF B., ALLEGRET P., 1973. Mise en place au cours de la vie larvaire de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère, Pyralide) d'un disque imaginal responsable de la formation des tubes de Malpighi de l'adulte. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **276,** 2203-2206.

LEPNEVA S. G., 1964. Larven und Puppen der Köcherfliegen, in : *SSSR. Köcherfliegen*, 1, Moscou.

LUBBEN H., 1907. Uber die innere Metamorphose der Trichopteren. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere*, **24,** 1, 71-128.

POLL M., 1939. Contribution à l'étude de l'appareil urinaire des chenilles de Lépidoptères. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **69,** 9-51.

RAZET P., 1976. Les organes excréteurs et l'excrétion. In Grassé : *Traité de Zoologie*, **8,** 4, Masson.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 245-265.

# Le cycle évolutif de la pyrale du riz (*Chilo suppressalis* Walker) dans le delta rhodanien. Utilisation du piégeage sexuel

S. POITOUT et R. BUES

*Station de Zoologie, I. N. R. A.,*
*Centre de Recherches d'Avignon,*
84140 *Montfavet*

## Résumé

Le cycle évolutif de *C. suppressalis* est étudié en Camargue, région où ce ravageur a récemment (1970) fait son apparition dans les cultures de riz.

Les observations ont été effectuées en 1972, 1973 et 1974. Les dégâts se montrent variables selon l'époque de l'année et les variétés. La dynamique des populations est étudiée : piégeage sexuel des adultes par utilisation de femelles vierges, examen des populations préimaginales sur les prélèvements de riz infestés. Certaines des caractéristiques bioécologiques de l'espèce sont précisées pour la région considérée : arrêt de développement larvaire, apparition des premiers adultes après l'hivernation des chenilles en diapause (oligopause), échelonnement des éclosions printanières et estivo-automnales.

L'intégration des différents résultats permet de conclure au cycle suivant dans la région camarguaise. La fraction la plus importante de la population est bivoltine (premier vol : 15 mai-début juillet, deuxième vol : 1er août-septembre) ; c'est sur celle-ci que doivent se baser les avertissements en matière d'intervention. La fraction qui fait exception est divisée en une partie monovoltine et une partie trivoltine, toutes deux d'importance toujours faible mais variable selon l'allure climatique de l'année.

## I. — Introduction

### A. — *Apparition de* Chilo suppressalis *W. en Camargue*

L'identification de *Chilo suppressalis* Walker en Camargue est relativement récente (Dufay, 1970). La date de son introduction ne peut pour l'instant être précisée. Il est possible qu'elle ait précédé de peu celle de sa détermination, mais la présence dans la même région d'un hyménoptère d'origine chinoise parasite de l'espèce (*Centeterus alternecoloratus* Cusch., Ichneumonidae), déterminé par J. F. Aubert en 1964, laisserait supposer une date plus ancienne que 1970 pour l'introduction de la pyrale du riz (Galichet, Poitout, Loma, 1976). Il conviendrait, pour être plus affirmatif au sujet de cette seconde éventualité, qu'une spécificité stricte vis-à-vis de la pyrale du riz soit établie pour *Centeterus alternecoloratus*.

Ce ravageur a une répartition géographique très vaste. Il est très connu en Extrême-Orient : Japon, Chine, Philippines. On le trouve aussi en Malaisie, en Birmanie, aux Indes, en U.R.S.S. et en Australie. C'est à partir de ces territoires d'origine que l'espèce s'est propagée en Iran (Ebert, 1973) puis, avant d'apparaître en France, en Espagne dès 1933.

En Camargue l'espèce se situe à la limite nord des zones où elle s'est implantée dans le monde.

Son importance économique a suscité de très nombreux travaux. Une mise au point bibliographique faite par ailleurs (Bounias, 1973, non publiée) a permis de recenser de 1942 à nos jours, de façon non exhaustive, quatre cent soixante références se rapportant à la biologie de l'espèce et aux méthodes de lutte utilisées contre elle.

Identifié pour la première fois en Camargue en 1970, c'est en 1971 que furent signalés les premiers dégâts occasionnés par *Chilo suppressalis* sur les cultures de riz de cette même région. La pullulation très importante des chenilles fut constatée fin juillet ; suivirent les premiers relevés écologiques permettant d'aider les agriculteurs à organiser la lutte en deuxième génération (Audemard, 1971).

Les travaux réalisés à l'étranger (Kaburaki, 1932 ; Kuwayama, 1940 ; Kishino, 1970) font apparaître une grande diversité de cycle en fonction des régions. Le nombre de générations constatées annuellement varie de 4 à 1 selon la latitude. En Espagne, zone d'infestation géographiquement la plus proche de la Camargue, *Chilo suppressalis* paraît avoir deux générations par an (Gomez-Clémente, 1940).

Les études que nous avons conduites de 1971 à 1974 en Camargue devaient permettre de préciser le cycle évolutif et les principales caractéristiques éthologiques de l'espèce dans les rizières du delta rhodanien, ces données permettant l'élaboration de programme d'interventions chimiques ou biologiques.

### B. — *La culture du riz en Camargue*

En 1971 la superficie cultivée en riz avoisinait 16 000 h situés presque totalement à l'intérieur d'un triangle dont le sommet se trouvait à Tarascon et la base entre Aigues-Mortes et Port-Saint-Louis-du-Rhône. Au cours de notre étude les surfaces globales réservées à cette culture ont diminué et les fractions destinées respectivement à chacune des variétés se sont modifiées en fonction d'impératifs économiques.

Les trois principales variétés cultivées sont, par ordre de précocité décroissante, « Delta », « Euribé » et « Balilla 28 ». La première à cycle végétatif de 132 j est le résultat d'une sélection française (Marie, Grillard, 1971) ; elle fut proposée à la culture à partir de 1970. La seconde de cycle plus long (139 j) est d'origine italienne. La troisième est le résultat d'une sélection I.N.R.A. à partir de la population italienne « Balilla » c'est la plus tardive des trois.

De fin avril à début mai selon les variétés, le riz est semé directement à la volée. Les rizières, immergées peu avant le semis, le demeurent pratiquement jusqu'à une courte période avant la récolte ; elles sont occasionnellement asséchées au moment des traitements herbicides. En moyenne les dates respectives de tallage et de montaison de ces variétés se situent du 10 au 15 juin et de fin juin au 15 juillet. Selon les années et les variétés, les dates de récoltes s'étalent du 15 septembre à fin octobre.

### C. — *Caractéristiques générales des dégâts ; influence du stade phénologique et du facteur variétal*

Au cours de nos observations, les attaques de *C. suppressalis* se sont toujours présentées comme extrêmement hétérogènes même à l'échelle de la parcelle, les dégâts étant généralement localisés par taches. Sur la variété « Euribé » et au cours de la deuxième génération de pyrale, des comptages effectués en 1973, dans des parcelles contiguës où exceptionnellement le riz avait été repiqué, ont montré un pourcentage de tiges attaquées variant de 0,30 à 6,50 ([1]). Dans de telles conditions il devient compréhensible qu'évaluer un taux d'infestation général pour la Camargue demanderait des moyens importants (grand nombre d'échantillonnages à réaliser) et qu'en pratique ce chiffre moyen n'aurait que peu de valeur.

Les dégâts observés sont différents et sont variables dans leur incidence sur la production selon l'époque de l'année. Du 15 juin au 15 juillet, durant le tallage et la montaison, les destructions occasionnées en première génération de *C. suppressalis* semblent n'avoir que peu de conséquences sur le rendement de la culture du fait que le tallage est un excellent facteur compensateur et que la densité des semis est relativement importante. Du 15 août au 15 septembre, après la montaison et l'épiaison, l'attaque de deuxième génération se développe en deux étapes. Au cours de la première, des tiges reçoivent des colonies importantes de chenilles. Elles y effectuent leurs premiers stades de développement en provoquant une interruption de l'alimentation de l'épi, celui-ci prenant une teinte blanche caractéristique. La deuxième étape s'identifie au moment de la dispersion des chenilles sur les tiges voisines de celles initialement infestées. L'incidence de l'attaque peut alors revêtir deux aspects, soit en favorisant la verse, soit en intervenant au niveau de la qualité générale des grains : diminution du poids de mille grains, diminution de l'énergie et de la valeur germinative, réduction de la valeur technologique, rendement inférieur à l'usinage (Grillard, Seguy, 1972). Des études complémentaires effectuées en 1973 ont confirmé ces premiers résultats. En fait, c'est au cours de la deuxième génération de *C. suppressalis* que des dégâts, difficilement chiffrables mais parfois appréciables, sont à craindre.

Les divers types de dégâts ont une importance différente selon les variétés en présence. Des études conduites au laboratoire, en utilisant du riz cultivé dans des conditions normales, indiquent, d'une part, que le taux de survie des jeunes larves de *C. suppressalis* varie en fonction de l'âge des plantes sur lesquelles elles ont été installées et, d'autre part, que le temps pendant lequel la plante est la plus réceptive est une caractéristique variétale (Galichet, Poitout, Loma, 1976). Il est notamment observé une très courte période de réceptivité pour la variété Balilla 28 par rapport aux variétés Delta et Euribé. Parmi ces deux dernières, Delta perd plus rapidement sa réceptivité du fait de sa maturité précoce.

La moindre susceptibilité de Balilla 28 peut, semble-t-il, être attribuée à la présence de caractères particuliers de résistance. Dans les conditions naturelles, il ne semble pas que la courte période pendant laquelle Balilla 28 se montre au laboratoire réceptive à *C. suppressalis*, soit mise à profit par la pyrale car cette variété se montre

---

([1]) Ces pourcentages sont dans ce cas relativement faibles. En 1971 des parcelles ont montré un niveau d'attaques avoisinant 100 p. 100.

toujours peu attaquée. Il a été montré qu'une teneur élevée des tissus en silice est défavorable aux attaques (Djamin et Pathak, 1967) ; la résistance ici observée pourrait être liée à un facteur de cet ordre. Les résultats obtenus (tabl. 1) corroborent parfaitement ces diverses observations et montrent en conséquence que les attaques de deuxième génération de *C. suppressalis* (les plus nuisibles) concernent surtout la variété Euribé. Les pourcentages indiqués sont obtenus à partir de cent tiges prélevées au hasard dans les parcelles de sélection conservatrice de la Station expérimentale du Mas d'Adrien et ne peuvent pas avoir une valeur représentative générale pour la Camargue.

TABLEAU 1

*Pourcentages de tiges attaquées au cours de la seconde génération en 1973 et 1974 en fonction des variétés de riz les plus cultivées en Camargue* *

| Années | Variétés | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Delta | Euribé | Ballila | Cigalon |
| 1973 | 5 | 49 | 8 | 1 |
| 1974 | 14 | 50 | 10 | 1 |

* Les pourcentages de tiges attaquées notés dans une rizière expérimentale sont supérieurs à ceux observés en général en Camargue.

La faible importance des dégâts sur la variété Delta en deuxième génération de *C. suppressalis* semble être uniquement corrélative de la précocité ; cela est vrai aussi pour la variété Cigalon (tabl. 1) qui est plus exceptionnellement cultivée. L'absence de véritables caractères de résistance explique que, dans des conditions particulières, la variété Delta soit sujette à une attaque en automne, quand cette variété est la seule cultivée sur de grandes superficies (absence de choix), ou lorsque sa maturité est anormalement retardée par des incidents climatiques.

## II. — Méthodes et techniques d'études du cycle de *C. suppressalis*

### A. — *Etude des populations d'adultes*

De nombreux auteurs ont étudié l'attractivité de pièges lumineux vis-à-vis des papillons de cet insecte (Kaburaki *et al.*, 1939 ; Lyatomi, 1936) ; leur utilisation a été envisagée comme moyen de lutte et pour estimer l'importance des populations. Des résultats variables ont été obtenus (Hurakawa *et al.* 1935). Nous avons nous-mêmes, dans un premier temps, utilisé ce procédé de captures, mais l'absence de spécificité de cette méthode et les difficultés de détermination qui en résultaient nous l'ont fait abandonner. Par contre peu de travaux sont signalés faisant mention de l'utilisation du piégeage sexuel au sujet de cette espèce. Pathak (1968) signale l'attractivité des femelles vis-à-vis des mâles et pense que ceux-ci sont surtout attirés le soir du jour de leur éclosion. Plus récemment, Tatsuki *et al.* (1975) font état de travaux sur l'étude de l'attractivité sexuelle et son utilisation comme méthode de piégeage et par ailleurs

Nesbitt *et al.* (1975) ont identifié la phéromone sexuelle de *C. suppressalis*. L'élevage permanent de cet insecte sur milieu artificiel réalisé dans notre station (Guennelon, Soria, 1974) rendait les conditions favorables à l'emploi de cette méthode. Chaque piège (fig. 1) reçoit une cage contenant cinq femelles vierges écloses au plus l'avant-dernière nuit et par conséquent, pour certaines d'entre elles, après avoir été stockées 24 h à 11 °C. Nous avons choisi ce nombre assez élevé de femelles en fonction des données sur la variabilité du pouvoir attractif entre individus signalé chez *Acrolepia assectela* (Rahn, Labeyrie 1967) et aussi du fait de la faible longévité enregistrée pour certaines femelles.

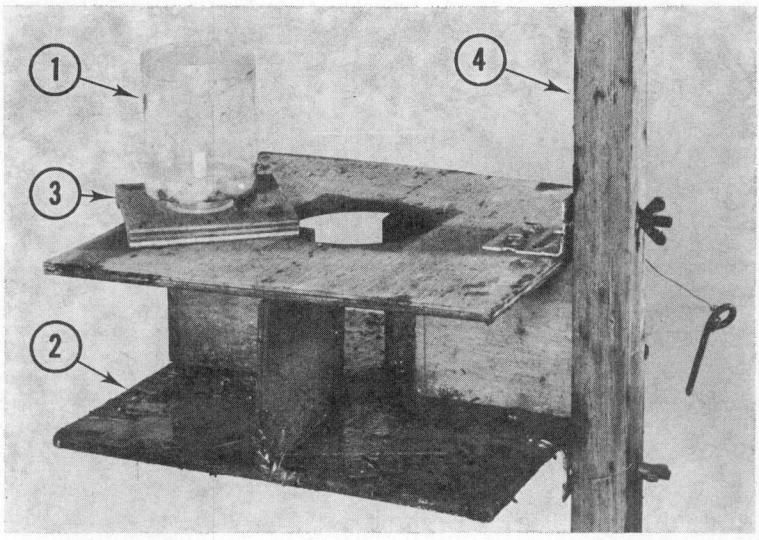



FIG. 1. — *Piège sexuel utilisé* : (1) cage grillagée (diamètre 8,5 cm, hauteur 10 cm) avec abreuvoir et mèche de coton ; (2) bâti en bois de 35 × 35 × 12 cm avec plancher enduit de glu ; la cage est introduite au centre du croisillon ; une plaque en bois (3) protège les femelles de la pluie et du soleil ; (4) piquet en bois comprenant plusieurs séries de trous permettant d'ajuster la hauteur du piège avec celle de la végétation.

Le piégeage a été conduit dans huit stations différentes réparties du nord au sud et d'est en ouest dans la zone occupée par les rizières (fig. 2). Chacune d'elles est équipée par trois pièges distants de plus de 100 m les uns des autres. L'implantation du piège est faite généralement dans une rizière caractérisée par une population larvaire abondante à la génération précédente. Les femelles sont renouvelées et les captures relevées deux fois par semaine invariablement les mêmes jours. Il ne semble pas possible de prévoir les degrés des infestations à partir du piégeage des adultes ; nous avons toujours constaté, dans un lieu donné, que la population larvaire n'était d'aucune façon liée au nombre d'insectes précédemment capturés.

Des observations assez approfondies au sujet de l'incidence des conditions climatiques sur l'efficacité du piégeage sexuel ont été faites sur d'autres insectes. Notamment, dans le cas de *Lobesia botrana* Schiff., il a été trouvé, d'une part, une relation positive entre la température et le nombre de captures (Chaboussou, Carle, 1962) et, d'autre part, qu'un accroissement du nombre d'insectes piégés doit généralement être enregistré après des périodes défavorables au piègeage (vent, pluie) (Guennelon,

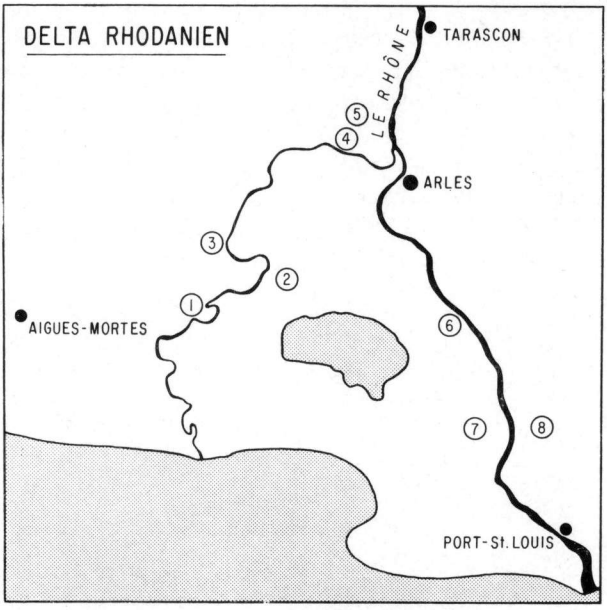



FIG. 2. — *Localité où le piégeage sexuel a été effectué en Camargue* : (1) Capette ; (2) Albaron ; (3) La Fosse ; (4) Adrien ; (5) Huis Clos ; (6) Giraud ; (7) Peaudure ; (8) Rebatun.

d'Arcier, 1972). Les fluctuations enregistrées dans le nombre des captures hebdomadaires de *C. suppressalis* dépendent, certes, des peuplements présents mais également des conditions atmosphériques. En particulier, les périodes durant lesquelles souffle le vent de direction dominante nord-ouest (mistral), généralement accompagné d'une baisse de température ne sont pas favorables aux captures. L'abaissement thermique se traduit aussi bien par une réduction de l'activité des insectes (vol des mâles, émission de phéromones par les femelles) que par une réduction de l'importance des populations en présence (retard de l'éclosion des nymphes). De plus, le vent intervient mécaniquement sur l'importance des captures en inhibant l'activité de vol des papillons et en réduisant la longévité des femelles en cages.

### B. — *Etude des populations larvaires et nymphales*

L'évolution de ces différentes populations a été suivie toute l'année en disséquant des tiges ou des chaumes, selon les saisons. Les prélèvements de tiges ont eu lieu deux fois par semaine dans les rizières situées aux stations de piégeage, les mêmes jours que ceux où l'on a procédé aux relevés de pièges. Les difficultés de déplacement dans les cultures et les destructions qui s'en suivent nous ont conduit à n'effectuer les prélèvements que dans les endroits, préalablement repérés, situés en bordure de rizière. Nous avons choisi uniquement des tiges présentant des symptômes d'attaque et celles-ci ont été ensuite examinées au laboratoire. L'importance des échantillons a varié selon le degré de difficulté rencontré dans la recherche des tiges. Le choix effectué en fonction des dégâts visibles est plus ou moins facile selon la phase d'évolution où

l'on se situe. Ainsi, les dégâts de la première génération de *C. suppressalis* effectués lorsque le riz est encore peu développé, ne sont visibles sur le limbe que lorsque les chenilles sont déjà au deuxième stade et le jaunissement caractéristique alors très visible de la gaine des feuilles paniculaires n'apparaît que lorsque les chenilles sont parvenues au troisième stade. Effectivement, les chenilles néonates de première génération vivent un temps court sur les feuilles avant de se regrouper par petits nombres (quatre au maximum) dans une gaine. Par rapport à ce qui est observé en première génération, les plantes attaquées en deuxième génération de *C. suppressalis* se discernent plus facilement. Les chenilles d'une même ooplaque demeurent groupées et pénètrent toutes dans la tige par un même orifice situé généralement au niveau d'un nœud. L'épi blanchit très peu de temps après son apparition ; c'est un symptôme que l'on perçoit rapidement. Lorsque la dispersion des larves de troisième ou quatrième stade a lieu sur les tiges voisines (souvent plus qu'une seule chenille par tige) de celles où la pénétration primaire s'est réalisée, l'observation des dégâts est de nouveau délicate car il y a confusion entre le jaunissement de tiges occasionné par *C. suppressalis* et la décoloration naturelle qui découle de l'arrivée du riz à maturité.

Les nymphes de la première génération de *C. suppressalis* se forment en général dans les tiges car le plus souvent la montaison a eu lieu ou est en cours, mais quelquefois la nymphose s'effectue dans les gaines desséchées. Le nombre de nymphes non écloses trouvé n'est jamais très important ; ceci est vraisemblablement une conséquence de la durée relativement courte du développement nymphal effectué dans les conditions naturelles (une dizaine de jours fin juillet-début août).

### C. — *Etude expérimentale de quelques caractéristiques bioécologiques*

Cette expérimentation a été nécessaire pour obtenir des informations complémentaires sur certains points du cycle évolutif :

— La nymphose des chenilles hivernantes et l'apparition des premiers adultes au printemps ont été suivies à partir d'insectes prélevés au champ et placés dans des conditions assez voisines de celles de la rizière.

— Le taux de diapause dans les populations a été évalué en fonction du temps, en effectuant des élevages sur milieu artificiel dans des conditions proches de celles de la nature, soit de chenilles récoltées, soit de chenilles nouvellement nées issues d'une souche de laboratoire et mises en élevage à dates échelonnées.

## III. — Résultats

### A. — *Dynamique des populations d'adultes*

Le piégeage sexuel a été effectué pendant deux années complètes (1973 et 1974) dans huit stations différentes. Pour chacune des années, les résultats des diverses stations ont été totalisés afin d'avoir une idée générale sur les variations des captures en fonction du moment de l'année. Nous indiquons (fig. 3) le pourcentage des captures de chaque semaine par rapport au total d'une année considérée.

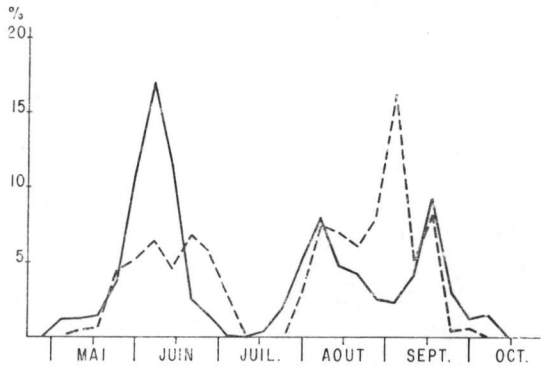



FIG. 3. — *Allure générale de la courbe des captures des mâles de* C. suppressalis *aux pièges sexuels en* 1973 *et* 1974 (captures regroupées par semaines).

——— 1973 (2 874 mâles)
– – – 1974 (3 283 mâles).

a) *Allure générale des courbes de captures.*

De l'examen des courbes de captures, il ressort apparemment l'existence de deux générations annuelles de *C. suppressalis* en Camargue. La première génération d'adultes est présente de début mai à début juillet tandis que la seconde se manifeste de fin juillet à début octobre. Entre 1973 et 1974, il existe évidemment des différences dans le détail des fluctuations quantitatives mais les deux périodes de fortes captures coïncident approximativement (respectivement, deuxième quinzaine de mai-deuxième quinzaine de juin et première quinzaine d'août-deuxième quinzaine de septembre). Il faut remarquer, d'une part, l'apparition d'adultes précoces fin avril-début mai et, d'autre part, le très grand échelonnement des captures de papillons composant la deuxième génération.

b) *Comparaison entre années de piégeage.*

La comparaison des données des deux années fait apparaître qu'en 1974 le vol de première génération a été plus étalé et, en particulier, qu'il s'est prolongé relativement à celui de 1973. Pour la même année (1974) le vol de deuxième génération a débuté plus tardivement. En 1973, par rapport à 1974, on note que les captures ont été observées plus précocement au printemps et qu'elles se sont poursuivies à une date avancée de l'automne. Pour ce qui est de la précocité de l'année 1973, il semble qu'elle soit consécutive à une température moyenne plus élevée fin avril début mai. D'un point de vue pratique, le décalage observé entre les deux années au sujet de la période entre la fin du premier vol et le début du second a entraîné des modifications de dates d'intervention pour la lutte appliquée en deuxième génération. Par contre les captures précoces au printemps ou tardives en automne n'ont aucune incidence. Dans les deux cas, le riz, soit immergé et en cours de germination, soit récolté, est hors d'atteinte.

Le nombre total de mâles capturés ne montre pas une variation très importante d'une année à l'autre : deux mille huit cent soixante-quatorze en 1973 contre trois mille deux cent quatre-vingt-trois en 1974. En outre il n'y a pas de disproportion entre les captures effectuées au cours d'une même année à chacune des générations.

Au premier vol il a été capturé respectivement, au cours de chaque année, 51,6 p. 100 et 40 p. 100 des insectes piégés.

*Remarque* : Dans le cadre du programme de lutte biologique contre *C. suppressalis* le piégeage sexuel a été poursuivi au Mas d'Adrien. La comparaison des courbes observées dans cette localité en 1975 et 1976 (Galichet, communication personnelle), avec celles des deux années précédentes ne fait pas apparaître de différence importante. On remarque seulement, qu'au cours du premier vol, le pic des captures des deux dernières années est un peu plus tardif que celui de 1973, comme c'était le cas pour 1974 ; pour le deuxième vol, le début des captures en 1975 et 1976 s'est situé à une date intermédiaire à celles de 1973 et 1974.

c) *Comparaison entre zones de piégeage.*

Pour 1974, nous présentons figure 4, selon le procédé graphique de la figure 3, les données regroupées, d'une part de stations situées au nord de la Camargue (Adrien, Huis Clos), d'autre part de celles situées au sud (Rebatun, Peaudure). La première génération est légèrement plus précoce au nord, toutefois cette différence disparaît en seconde génération. Le même phénomène a été observé en 1973 mais de façon moins sensible. La même comparaison effectuée entre les fluctuations de captures enregistrées dans plusieurs zones de Camargue n'a pas permis de mettre en évidence d'autres différences, notamment entre situations est (Rebatun, Peaudure, Giraud) et ouest (Capette, Albaron) et entre situations extrême nord (Adrien, Huis Clos) et celles immédiatement plus au sud (Albaron, Capette, Lafosse, Giraud). Une assez grande uniformité apparaît d'ailleurs entre les enregistrements du facteur thermique, effectués sous abri météorologique à Adrien, Capette et Rebatun. La plus grande précocité du premier vol observée pour la zone nord par rapport à la zone sud peut être consécutive à des différences de nature du sol, dont dépend un plus ou moins bon drainage et, en conséquence, de possibles différences de température au niveau des individus en hivernation. Ceci paraît d'autant plus vraisemblable qu'il ne semble pas exister de gradient nord-sud dans l'expression du phénomène considéré.

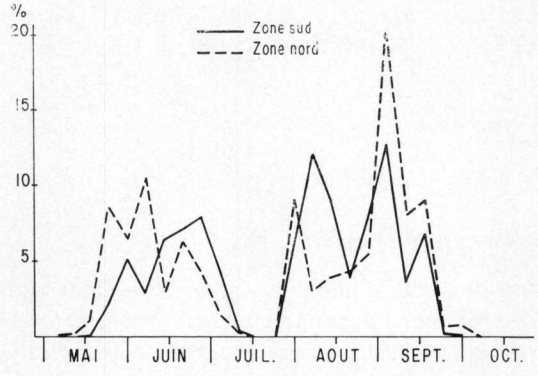



FIG. 4. — *Comparaison des courbes de captures obtenues en 1974 dans le sud (Rebatun, Peaudure) et dans le nord (Adrien, Huit Clos) de la zone de culture du riz en Camargue.*

——— Zone sud
– – – Zone nord

## B. — *Dynamique des populations larvaires et nymphales*

### a) *Fluctuation du nombre d'insectes hébergés par une tige de riz.*

Les résultats concernant l'évolution en fonction du temps, du nombre d'individus (état larvaire ou nymphal) trouvé par tige infestée prélevée sont présentés tableau 2 pour les années 1972 et 1973. Nous montrons bien ainsi que le nombre d'individus hébergés par tige est tout particulièrement important au début de la deuxième génération, fin août début septembre, et qu'il décroît ensuite du fait de la dispersion des populations larvaires. Ce phénomène ne peut être observé en première génération, au cours de laquelle, du fait du stade de développement du riz, la pyrale se développe dans les gaines et n'a pas le comportement typique de « foreur » qu'elle a en deuxième génération en présence des tiges porteuses d'épis. Dans ces dernières conditions, la pénétration en groupe, peu après l'éclosion, des jeunes chenilles issues d'une même ooplaque, explique les résultats obtenus. Nous avons constaté que, globalement pour 1973 et 1974, 40 p. 100 des tiges trouvées attaquées dans les cultures n'ayant reçu aucun traitement ne contenaient pas de chenilles. Dans ces cas l'insecte semble avoir disparu très tôt pour des causes indéterminées.

TABLEAU 2

*Evolution en fonction du temps du nombre moyen d'individus trouvés dans les tiges infestées*

| Décades | Juillet | | | Août | | | Septembre | | | Octobre | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| 1972 | | | | | | | | | | | | |
| Nombre de larves et nymphes ..... | — | 27 | 59 | 216 | 11 | 134 | 1 036 | 1 675 | 1 157 | 151 | 1 415 | 75 |
| Nombre de tiges ..... | — | 15 | 48 | 213 | 11 | 21 | 165 | 231 | 386 | 44 | 544 | 41 |
| Rapport ..... | — | 1,8 | 1,2 | 1,0 | 1,0 | 6,4 | 6,3 | 7,3 | 3,0 | 3,4 | 2,6 | 1,8 |
| 1973 | | | | | | | | | | | (3) | |
| Nombre de larves et nymphes ..... | 61 | 129 | 28 | | | 4 856 | 3 600 | 681 | 146 | 5 | 73 | — |
| Nombre de tiges .... | 54 | 107 | 26 | | | 276 | 342 | 268 | 75 | 4 | 51 | — |
| Rapport ..... | 1,1 | 1,2 | 1,1 | (1) | (2) | 17,1 | 10,5 | 2,5 | 1,9 | 1,3 | 1,4 | — |

(1) et (2) Rapports pouvant être évalués, d'après nos observations, respectivement à 1 et 20.
(3) Observations effectuées sur chaumes.

### b) *Evolution du stade larvaire et nymphal.*

La détermination du stade d'une chenille récoltée dans la nature est relativement facile pour les premiers stades mais difficile pour les derniers en raison des nombreuses mues surnuméraires (six, sept et parfois huit stades au lieu de cinq normalement) fréquemment observées chez cette espèce (Katsumata, 1934 ; Loma, 1974). Notre répartition des chenilles entre les différents stades se réfère à la classification des capsules céphaliques successives obtenues au cours d'un développement ne comportant que cinq stades.

Le stade de développement des individus composant les populations est assez semblable quels que soient le lieu de récolte et la variété. Nous avons pu, de ce fait, effectuer un regroupement en ne tenant pas compte de ces deux facteurs. Au cours d'une année les résultats obtenus à partir des différents échantillons prélevés ont été cumulés par période de 10 j. Les stades larvaires ont été répartis en trois classes : premier stade + deuxième stade, troisième stade + quatrième stade, cinquième stade. C'est l'évolution de cette répartition au cours du temps qui est présentée pour 1972 et 1973 (fig. 5). Les résultats obtenus en 1974 n'apparaissent pas sur cette figure étant donné leur grande analogie avec ceux de 1973. Les données de 1974 se différencient uniquement de celles de 1973 par un retard dans le développement des chenilles en fin de seconde génération, celui-ci consécutif à un abaissement précoce (à partir de début octobre) de la température.

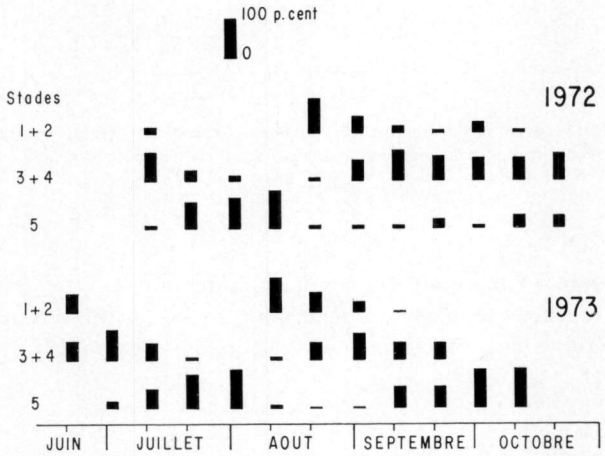



FIG. 5. — *Evolution des populations larvaires de* C. suppressalis *en* 1972 *et* 1973 *en fonction des dates d'observations des tiges de riz.*

La figure 5 montre, qu'à une même époque, les populations larvaires sont toujours de développement plus avancé en 1973 par rapport à 1972. Ainsi l'ensemble des chenilles de première génération est au cinquième stade larvaire dès la première décade d'août en 1973 ; ce degré d'évolution n'est atteint qu'au cours de la deuxième décade d'août en 1972. Il en est de même au début de l'automne où, fin octobre 1972, il est encore observé une forte proportion (71 p. 100) de chenilles au troisième et au quatrième stade alors qu'au début de ce même mois en 1973 la population entière est déja au cinquième stade. Ces observations s'expliquent par une température moyenne (1) toujours plus basse en 1972 par rapport à 1973 (fig. 6). Lors d'essais préliminaires de piégeage sexuel effectués au moment de la deuxième génération d'adultes en 1972, il a été possible de vérifier que le retard observé au stade larvaire

(1) Température moyenne calculée par décade à partir des températures moyennes journalières $\left(\frac{\text{maxima} + \text{minima}}{2}\right)$.

se retrouvait au stade adulte : notamment, capture des premiers adultes début août en 1972 et du 15 au 20 juillet en 1973.

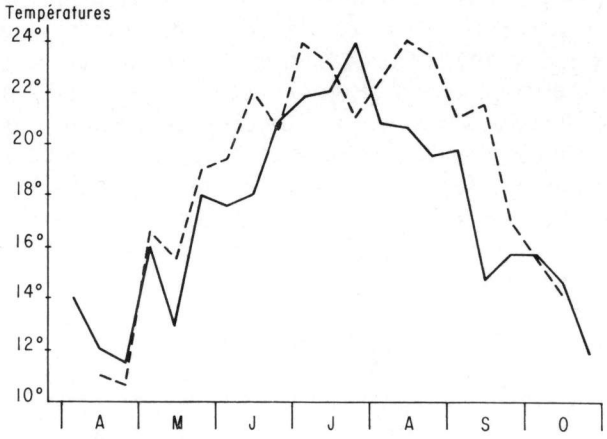



FIG. 6. — *Comparaison des moyennes thermiques en* 1972 *et* 1973 (moyennes établies par décades à partir d'enregistrements sous abri météorologique).

1972
1973

Si l'on se réfère à l'ensemble des résultats de trois années (1972, 1973 et 1974), le développement larvaire de première génération s'étale du 10 juin au 10 août tandis que celui de deuxième génération a lieu du 10 août au 10 octobre.

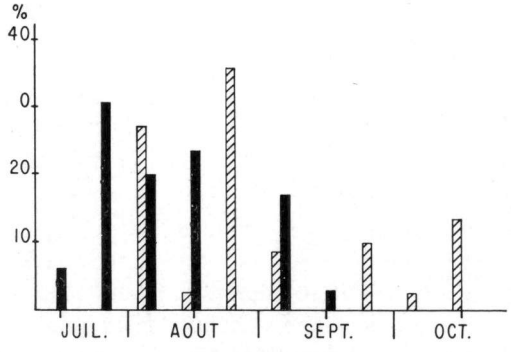



FIG. 7. — *Evolution du pourcentage de chrysalides observées dans les lots d'insectes récoltés à différentes dates en* 1972 *et* 1973.

1972
1973

L'évolution de la proportion d'insectes récoltés chrysalidés est indiquée figure 7 et le décalage entre 1972 et 1973 apparaît là encore très nettement, notamment en ce qui concerne la date d'observation du début de nymphose de la première génération, seulement début août en 1972 et en deuxième décade de juillet en 1973. Elle se poursuivra respectivement pour les deux années jusqu'à la deuxième décade d'octobre

et la deuxième décade de septembre. D'après les résultats obtenus à partir de quelques chrysalides en 1972 et en 1974 il semble que les chrysalides de fin de saison, septembre ou octobre selon l'année (1973 et 1972), soient plutôt originaires d'insectes appartenant à la deuxième génération qu'à la première. La plupart de ces chrysalides donnent naissance à une troisième génération partielle d'adultes, celle-ci sans descendance du fait de l'absence de plantes-hôtes et de l'insuffisance des températures à cette époque. Le riz est totalement récolté et, parmi les graminées de la flore spontanée, aucune ne s'est avérée être éventuellement un hôte secondaire. Nous avons par ailleurs observé qu'une fraction de ces chrysalides serait susceptible d'hiverner. Elles seraient alors à l'origine d'une partie des populations adultes d'apparition relativement précoce, fin avril-début mai (fig. 3) ; l'autre partie étant constituée, certaines années, par la faible fraction des individus de première génération ayant manifesté une diapause et qui se chrysalident tôt au printemps suivant.

### C. — *Etudes bioécologiques*

Nous les avons envisagées pour caractériser l'arrêt de développement larvaire hivernal, pour apprécier la fiabilité du piégeage sexuel en matière d'apparition des premiers adultes, pour évaluer l'importance de la fraction monovoltine et trivoltine de la population, enfin pour étudier l'étalement des vols des différentes générations.

a) *Hivernation, nymphose et début des éclosions d'adultes en première génération.*

Les chenilles de *C. suppressalis* hivernent dans les chaumes au niveau du plateau de tallage. Les larves ayant fui la rizière au moment des travaux culturaux ont été parfois retrouvées sur les bordures dans les tiges de *Phragmites communis* Trin. En général les chenilles hivernent au dernier stade et se nymphosent au printemps sans reprendre leur alimentation. Les chenilles surprises par le froid avant d'avoir terminé leur développement auront un sort identique et donneront alors naissance à de petits papillons. Le développement larvaire peut se poursuivre toutefois très tardivement : en 1972 dans un élevage débuté le 11 septembre, des mues ont été constatées jusqu'aux premiers jours de décembre.

Afin de préciser le moment du printemps où se situe la reprise du développement nous avons, durant l'hiver 1973-1974 à partir du 30 novembre, rentré à dates échelonnées des chaumes infestés dans deux enceintes réglées aux températures constantes de 21 °C et 25 °C (durée d'éclairement de 16 h dans les deux cas). Chaque lot a été caractérisé par la date de rentrée, le nombre d'adultes obtenus, la durée moyenne de fin de développement à ces deux températures et la période d'étalement des éclosions (tabl. 3). En général la diminution des durées moyennes débute pour les lots rentrés en mars et elle se poursuit jusqu'en mai, moment où l'on observe dans la nature les premières éclosions d'adultes. Simultanément et dans les mêmes conditions, des chenilles extraites des chaumes à l'automne ont fait l'objet du même type d'expérimentation ; un résultat identique a été obtenu. Par ailleurs, dans ce cas, en rentrant les chenilles sous durée d'éclairement longue et courte, l'identité des résultats obtenus montre que la fin du développement est liée au facteur thermique et non à la durée d'éclairement. Si l'on tient compte que la durée moyenne du développement nymphal est de 13-14 jours à 21 °C et de 9-10 jours à 25 °C, il semble que la reprise du déve-

TABLEAU 3

*Evolution au cours de l'hivernation de la durée moyenne de fin de développement des insectes placés à 21 °C et 25 °C*

| Dates des rentrées | Nombre d'adultes obtenus à | | Nombre de jours avant l'éclosion à | |
|---|---|---|---|---|
| | 25 °C | 21 °C | 25 °C | 21 °C |
| 30-11 | 24 | 16 | 31,5 (20-48) * | 42,6 (35-53) * |
| 26-12 | 104 | 96 | 23,9 (17-38) | 34,3 (27-57) |
| 25-1 | 32 | 37 | 30,6 (27-43) | 41,8 (32-55) |
| 21-2 | 43 | 20 | 22,4 (19-28) | 35,6 (33-40) |
| 7-3 | 24 | 30 | 20,8 (19-35) | 28,8 (26-35) |
| 28-3 | 14 | 33 | 24,1 (16-29) | 31,7 (23-41) |
| 4-4 | 24 | 24 | 21,1 (12-30) | 28,3 (20-35) |
| 18-4 | 44 | 30 | 17,6 (14-27) | 25,0 (19-30) |
| 26-4 | 20 | 14 | 15,3 (11-18) | 20,1 (19-26) |
| 3-5 | 24 | 26 | 15,8 (11-25) | 19,4 (11-27) |
| 9-5 | 36 | 26 | 11,6 (5-28) | 16,3 (9-26) |
| 16-5 | 50 | 13 | 12,1 (5-22) | 11,7 (2-24) |
| 23-5 | 36 | 36 | 8,1 (2-23) | 11,5 (2-24) |
| 30-5 | 2 ** | 4 ** | 8,0 (7-9) | 12,3 (5-19) |

* Entre parenthèses les dates d'éclosions du premier et du dernier adulte.
** A cette date la plus grande partie des adultes ont vraisemblablement éclos avant que les chaumes ne soient rentrés.

loppement soit assez immédiate lors des transferts. En fait, l'arrêt de développement de *C. suppressalis* dans notre région correspond à la définition de l'oligopause que donne Mansingh (1971). Le facteur déclenchant la reprise du développement (la température) est différent de celui induisant son arrêt (la durée d'éclairement) (Kishino, 1969 ; Inouye, Kamano, 1957 ; Loma, 1974).

La nymphose et l'apparition des premiers adultes ont été suivies sur les populations hivernantes ([1]). Celles-ci ont été examinées à partir de chaumes venant d'être récoltés en rizière ou récoltés depuis l'automne, puis mis en jauge sous cage grillagée à proximité de notre station (Avignon, 30 km au nord-est des zones à rizières). L'absence de différence significative entre relevés effectués sur échantillons des différentes provenances nous permet de présenter globalement les résultats. Les courbes de nymphose (1974) et d'éclosion des adultes au printemps (1973 et 1974) sont présentées figure 8. D'après nos observations, la nymphose débute dans les premiers jours de mai (2 mai en 1973, 13 mai en 1974) et se poursuit jusqu'à la mi-juin. Le décalage entre courbes de nymphose et d'éclosion des adultes montre que le développement nymphal s'effectue, dans les conditions naturelles à cette époque de l'année, en une dizaine de jours. Les données ainsi obtenues sur l'éclosion des papillons corroborent assez bien les résultats du piégeage sexuel.

Néanmoins, si l'on compare les résultats obtenus en 1973 et 1974 avec chacune des deux méthodes, l'on constate que l'étalement des éclosions printanières en 1973 apparaît supérieur à celui de 1974 avec la première méthode alors que c'est l'inverse avec la seconde. Cette contradiction peut être attribuée aux conditions plus variées

([1]) En 1973 sur une population hivernante dont ont été issues deux cent soixante-sept nymphes nous avons constaté que 3,4 p. 100 des individus étaient parasités par *Centeterus alternecoloratus* Cusch. (*Ichneumonidae*).

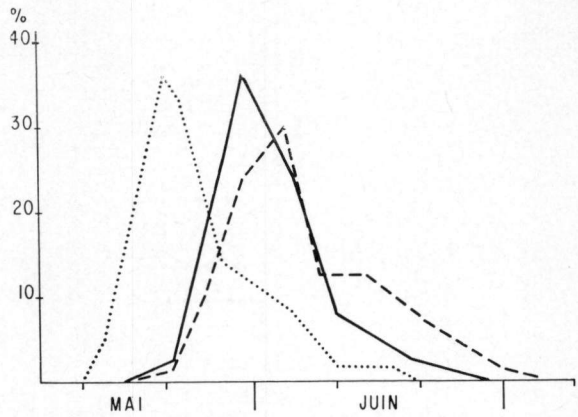



FIG. 8. — *Courbes de nymphose en* 1974 *et d'éclosion des adultes aux printemps* 1973 *et* 1974 (observations effectuées sur chaumes disséqués).

..... 1974 (158 nymphes)
——— 1974 (738 adultes)
– – – 1973 (527 adultes).

rencontrées par les insectes de populations libres par rapport à ceux placés dans les conditions expérimentales.

En 1972, les insectes furent placés dans des conditions d'hivernation très proches de celles existantes dans les rizières ; des chaumes ont été encagés dès l'automne en bordure de celles-ci. Les éclosions d'adultes ainsi observées ont coïncidé avec les relevés des pièges sexuels.

L'analogie des résultats obtenus avec les différentes méthodes d'observations (directes et indirectes) des éclosions printanières d'adultes permet de dire que les variations du nombre de captures effectuées au piège sexuel reflètent exactement l'évolution des populations d'adultes de *C. suppressalis* et, qu'en conséquence, il s'agit là d'une méthode fiable en matière d'avertissement.

b) *Développement larvaire et nymphal dans des conditions voisines de celles de la nature.*

Les données ont à ce sujet été obtenues en réalisant deux types d'élevage. Les uns ont été conduits en élevant, dès le stade nouveau-né, sur aliment artificiel et dans un abri météorologique posé sur le sol en bordure de rizière, des insectes installés à dates échelonnées par lot de quatre-vingt. Les autres ont consisté à mettre en observation, dans un abri-insectarium proche de la station, des chenilles récoltées dans les rizières à différents stades.

La nymphose puis l'éclosion des adultes des différents lots constitués courant 1974 en appliquant la première des deux méthodes sont présentées figure 9. La durée du développement larvaire des insectes les plus rapides prend successivement les valeurs suivantes pour les lots respectivement mis en élevage le 2 mai, le 27 juin et le 23 juillet : 57 j, 40 j, 35 j. La durée moyenne du développement nymphal (entre points 50 p. 100 de nymphose et d'éclosion) semble peu varier entre lots du 2 mai et du 3 juillet (7 à 11 j) ; elle s'accroît légèrement ensuite entre lots du 9 au 30 juillet (environ 14 j). Dans les lots mis en élevage à partir du début août il n'est pratiquement

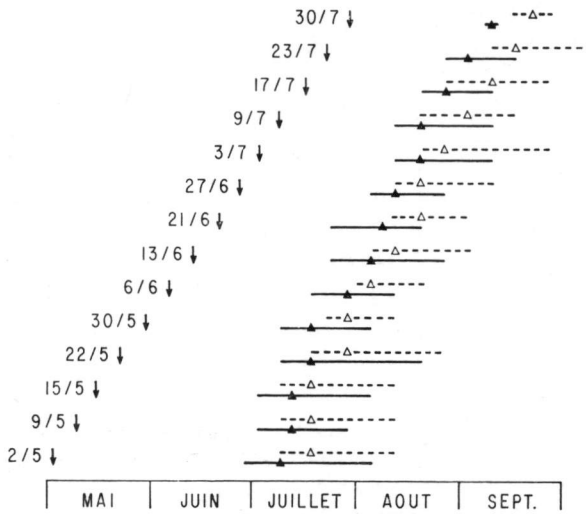



FIG. 9. — *Nymphose et éclosions de lots d'insectes mis en élevage à dates échelonnées dans les conditions climatiques naturelles en 1974.*

Etalement des éclosions d'adultes
Etalement de la nymphose
△ ▲ 50 pour cent.

plus observé de nymphose : exceptionnellement une nymphe s'est formée dans le lot du 5 août et n'a éclos qu'au printemps suivant. Ainsi, les œufs dont l'éclosion se situe à partir du début août sont à l'origine de chenilles qui, à quelques exceptions près, manifesteront toutes une diapause. Il faut noter par ailleurs que les élevages débutés à partir du 15 septembre ont tous été affectés d'une mortalité totale dès les premiers stades larvaires. En 1974, l'importance de la fraction de population larvaire présentant une diapause a été suivie en fonction de la date de mise en élevage (fig. 10). Ce résultat se prête à quelques commentaires.

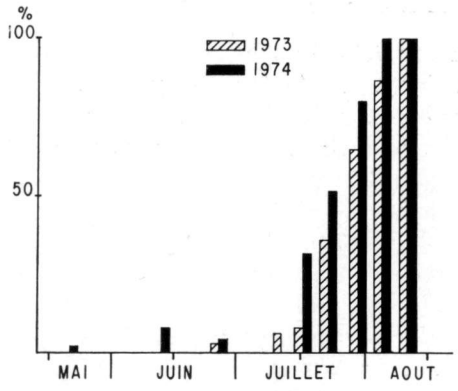



FIG. 10. — *Proportion d'insectes manifestant une diapause dans des conditions voisines de celles de la nature en fonction de la date de mise en élevage (chenilles nouveau-nées).* 1974 : conditions du Mas d'Adrien ; 1973 : conditions de l'abri insectarium de la Station (d'après Loma, 1974).

Du 2 mai au 9 juillet, période correspondant approximativement à la présence des adultes de première génération, quelques chenilles seulement manifestent une diapause (2,2 ; 8,3 ; 4,5 p. 100 pour les lots mis en élevage respectivement les 22 mai, 13 juin et 27 juin). Cette partie de la population dont les papillons n'apparaîtront qu'au printemps suivant est donc monovoltine. En moyenne, par rapport au nombre d'insectes observés durant la période considérée, elle est égale à 1,4 p. 100.

C'est à partir du 15 juillet que les lots mis en élevage voient leur fraction de chenilles diapausantes s'accroître : 32,4 ; 80 ; 100 p. 100 pour les lots mis en élevage respectivement les 17 juillet, 30 juillet et 5 août. Des élevages conduits de façon identique en 1973 (Loma, 1974) mais placés sous l'abri-insectarium situé à proximité de la station d'Avignon, donnent des résultats sensiblement identiques (fig. 10). Ainsi, c'est entre le 15 juillet et le 5 août que se situe la période critique où la durée d'éclairement devient suffisamment courte pour induire la diapause. C'est au même moment que débute le vol de deuxième génération. Il est donc possible que les premiers insectes le composant aient une proportion faible de leur descendance sans diapause ; laquelle pourrait être à l'origine des chrysalides tardives dont nous avons déjà mentionné la présence. Celles-ci sont, soit susceptibles d'éclore à l'automne en donnant une troisième génération partielle, soit, dans la mesure où elles sont surprises par le froid, susceptibles d'hiverner et d'éclore au printemps suivant à une date précoce. La deuxième éventualité n'est apparue dans les lots d'insectes élevés que pour une seule nymphe en 1974.

Les résultats obtenus en élevant sous abri-insectarium les chenilles récoltées dans les rizières à différentes dates en 1974 (seconde méthode) sont résumés dans le tableau 4. En moyenne, 5,4 p. 100 des chenilles récoltées entre le 15 juillet et le 12 août, à l'origine de la deuxième génération d'adultes, manifestent une diapause. Ce résultat doit être comparé à celui obtenu sur l'ensemble des lots mis en élevage du début à

TABLEAU 4

*Evolution de la durée moyenne de fin de développement et de la proportion de chenilles diapausantes en fonction des dates de récolte en 1974 pour des insectes prélevés dans les rizières puis placés dans des conditions proches de celles de la nature (abri-insectarium)*

| Dates de récolte | Nymphose | Eclosion | Chenilles en diapause | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Nombre | p. 100 * |
| 15-7 | 26-7 au 30-8 ** | 5-8 au 9-9 ** | 4 | 11,8 |
| 18-7 | 22-7 au 26-8 | 31-7 au 9-9 | 5 | 8,6 |
| 25-7 | 26-7 au 30-8 | 5-8 au 16-9 | 1 | 0,8 |
| 29-7 | 5-8 au 28-8 | 8-8 au 11-9 | 1 | 3,8 |
| 1-8 | 5-8 au 9-9 | 14-8 au 23-9 | 5 | 7,9 |
| 5-8 | 8-8 au 4-9 | 19-8 au 16-9 | 7 | 8,8 |
| 9-8 | 14-8 au 30-8 | 19-8 au 9-9 | 1 | 5,0 |
| 12-8 | 16-8 au 30-8 | 26-8 au 16-9 | 2 | 2,8 |
| 22-8 | 23-8 au 30-8 | 4-9 au 16-9 | 13 | 52,0 |

* Le pourcentage de diapause est calculé par rapport au nombre de nymphes obtenues auquel on ajoute le nombre de larves en diapause (les chenilles blessées au cours de la dissection des tiges sont éliminées).

** Dates de la première et dernière nymphose ou éclosion d'adultes.

la fin juin en appliquant la méthodologie précédente. Il apparaît alors que la proportion de chenilles diapausantes dans ces populations larvaires comparables (exposées à des facteurs physiques assez semblables) est un peu plus importante chez les chenilles récoltées que pour celles dont l'élevage est contrôlé depuis l'éclosion. Il est possible que cette différence soit entre autre imputable à la maintenance en élevage, dans des conditions constantes et depuis déjà plusieurs générations, de la souche ayant servi à l'expérimentation. En septembre toutes les chenilles récoltées dans les rizières, quel que soit leur stade de développement, manifestent une diapause. Dans les conditions naturelles, les récoltes des chenilles effectuées en 1972 ont montré, comme en 1974, un arrêt de la nymphose à partir du 1er septembre, mais il a été possible de récolter des chrysalides en faible nombre jusqu'à début octobre et il a été observé des éclosions de papillons jusqu'à la fin du même mois. En 1972 comme en 1974 les récoltes effectuées ont été insuffisantes pour permettre de suivre l'évolution de la faible population de chrysalides hivernantes dont nous avons fait précédemment mention. Il a seulement été possible d'observer l'éclosion fin avril 1973 de quelques chrysalides récoltées en octobre 1972. La troisième génération partielle dont elles font partie semble en général très réduite. Les conditions climatiques agissent sur l'importance de cette troisième génération partielle. Les conditions idéales pour qu'une proportion appréciable de nymphes hivernent seraient, en juin-juillet, des conditions très favorables au développement de *C. suppressalis* suivies d'un automne relativement froid. Les facteurs climatiques ont également une incidence sur l'importance de la fraction univoltine des populations ; celle-ci s'accroît si le vol de première génération se prolonge.

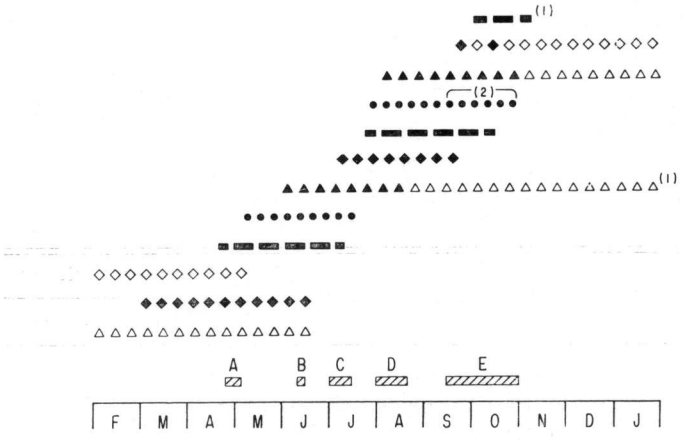



FIG. 11. — *Cycle évolutif de* C. suppressalis *pour la Camargue en relation avec les différents stades phénologiques du riz selon les résultats de* 1973. (1) Les populations monovoltine et trivoltine ne représentent qu'un faible pourcentage de la population totale. (2) Les œufs pondus à partir du 15 septembre ne donnent vraisemblablement plus de larves viables.

● Œufs
▲ Larves
△ Larves hivernantes
◆ Nymphes
◇ Nymphes hivernantes
▬ Adultes

A Semis
B Tallage
C Montaison
D Epiaison
E Récolte

La synthèse des résultats obtenus en dynamique des populations et par les études bioécologiques entreprises est faite figure 11 où nous présentons le cycle de *C. suppressalis* pour la Camargue en relation avec les différents stades phénologiques du riz.

## IV. — Conclusions

Un examen global des observations effectuées de 1972 à 1974 permet de préciser les dégâts occasionnés par *C. suppressalis* ainsi que le cycle évolutif de ce ravageur en Camargue.

En général les dégâts sur riz sont de degré variable selon l'époque de l'année et le facteur variétal. C'est entre le 15 août et le 15 septembre que les dégâts sont les plus importants et ils concernent surtout la variété « Euribé » parmi les trois variétés les plus cultivées en Camargue. Les variétés « Delta » et « Balilla » sont à cette époque peu attaquées pour des raisons différentes ; la première grâce à sa maturité précoce, la seconde possédant semble-t-il des caractères intrinsèques de résistance.

Les observations sur *C. suppressalis* ont été faites de trois façons : piégeage sexuel des adultes, examen des populations larvaires et nymphales sur prélèvements échelonnés du riz infesté, investigation concernant des points particuliers du cycle évolutif demandant à être approfondis.

Le piégeage sexuel, réalisé avec des femelles vierges produites au laboratoire par un élevage permanent réalisé sur milieu artificiel, s'avère être un bon moyen pour suivre la dynamique des populations d'adultes. C'est une méthode fiable permettant de déterminer avec précision le moment favorable aux interventions généralement dirigées contre les chenilles de jeunes stades.

Les résultats obtenus dans les différentes stations où l'on a piégé sont assez voisins, seul semble apparaître au printemps un léger décalage des moments de fortes éclosions entre rizières situées au nord et au sud d'une ligne tracée tangentiellement à la limite sud de l'étang de Vaccarès. Une prévision convenable semble donc être possible avec un nombre réduit de pièges, mais bien répartis.

Deux périodes, caractérisées par la présence de populations d'adultes abondantes, apparaissent très nettement. Au cours de la première volent les adultes issus des chenilles hivernantes ; elle dure de fin avril-début mai jusqu'à fin juin-début juillet. La seconde constituée par la descendance du vol précédent débute entre le 15 et le 30 juillet et se poursuit, selon les années, jusque fin septembre à début octobre.

Les chenilles de premier et deuxième stades sont observées à partir de fin juin ; ensuite sont observées, en proportion variable mais continuellement, des larves de différents stades.

Le cycle ainsi décrit, volontairement simplifié, est une base suffisante pour établir un programme d'intervention. Toutefois, une fraction de la population de *C. suppressalis* a un voltinisme différent de celui qui vient d'être indiqué.

La diapause larvaire existant chez *C. suppressalis*, que nous classons d'après nos résultats dans les oligopauses, peut se manifester chez certains insectes dès la première génération larvaire. Le nombre d'insectes ainsi concernés est plus important parmi les chenilles écloses début juillet (descendance de la fin du premier vol) que pour celles qui sont apparues antérieurement. Il est ainsi concevable que cette fraction monovoltine toujours faible (5,4 p. 100 en 1974) soit variable selon les années. Elle a été plus importante en 1974 qu'en 1973, ceci corrélativement à la plus grande

abondance en 1974 relativement à 1973 des populations adultes de début juillet. Les mauvaises conditions climatiques de 1972, caractérisées par de basses températures printanières et en début d'été, ont dû vraisemblablement favoriser le monovoltinisme.

Par ailleurs la proportion d'insectes manifestant une diapause s'accroît progressivement jusqu'à 100 p. 100 pour les populations de chenilles dont le début de développement est étalé du 15 juillet au 10 août. A cette même époque débute le deuxième vol de *C. suppressalis*. Certaines pontes dont seront issus les premiers descendants du second vol, écloses entre le 20 juillet et le 10 août, peuvent être à l'origine de quelques chenilles sans diapause, donc susceptibles de se nymphoser. Ensuite, selon les conditions climatiques de l'automne, cette faible fraction de la population pourra, soit donner une troisième génération partielle s'intégrant à la fin du deuxième vol, soit hiverner à l'état nymphal. En général, la fin du deuxième vol ne donne pas de descendance par absence de plante-hôte (riz récolté et absence d'hôtes secondaires dans la flore camarguaise) et du fait des températures insuffisantes à cette époque pour que le développement se réalise. Il est évident que les conditions climatiques, intervenant au niveau de la plus ou moins grande précocité du second vol, sont susceptibles d'agir sur l'importance de la fraction sans diapause trivoltine ou hivernant à l'état nymphal.

En définitive, la diversité des conditions climatiques au cours des différentes années où les observations ont été effectuées (1972-1973-1974) nous permet de conclure au cycle suivant pour *C. suppressalis* en Camargue. La fraction la plus importante de la population est bivoltine, le reste étant divisé en une partie monovoltine et une partie trivoltine, toutes deux d'importance toujours faible mais variable selon l'allure climatique de l'année.

Au Japon, géographiquement très étalé en latitude, Kishino (1970) signale que *C. suppressalis* serait strictement monovoltin dans certaines aires de répartition alors qu'il serait uniquement bivoltin dans d'autres. Ces peuplements ne se différencieraient pas seulement par leur voltinisme mais aussi par divers caractères écophysiologiques (seuil photopériodique d'induction de la diapause et durée du développement de post-diapause). Entre ces zones existeraient des populations transitionnelles comprenant des individus de chacun des deux types. La population présente en Camargue serait donc à rapprocher de celles-ci.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*The life cycle of the rice stem borer* (Chilo suppressalis *Wlk.*) *in the Rhone delta* (*Camargue*). *Use of the sex trap*

The life cycle of *C. suppressalis* is studied in the area within the Rhone delta (Camargue), where this insect has recently occurred in rice crops (1970).

The observations were made in 1972, 1973 and 1974. The crop losses were fluctuating, depending on the time of the year and the varieties. The population dynamics was studied : trapping of adults with virgin females, investigations of the immature populations on infested rice samples. Some of the bio-ecological characteristics of this species are precised in regard to the concerned area : arrest of larval development, emergence of the first adults after the hibernation of diapausing larvae (oligopause), time between the first eclosions (spring) and the latest ones (end of the summer-beginning of the fall).

Compilation of the different results leads to deduction of the following cycle in the Camargue. The most important part of the population, on which advices for treatment would be based, is bivol-

tine : first flight between May 15th and the beginning of July, second flight between August 1st and September. Remaining of the population is divided into two groups, one monovoltine, the other trivoltine. Relative value of both populations is always low, but changes according to climatic features of the year.

## Références bibliographiques


AUDEMARD H., 1971. Note d'information sur la Pyrale du riz (*Chilo suppressalis* Walker). *Bull. inform. Riziculf. Fr.*, **135,** 9-13.

CHABOUSSOU F., CARLES J. P., 1962. Observation sur le piégeage sexuel des mâles d'Eudémis (*Lobesia botrana* Schiff.). *Rev. Zool. agric. appl.*, 7-9, 81-97.

DJAMIN A., PATHAK M. D., 1967. Role of silica in resistance to Asiatic rice borer, *Chilo suppressalis* Walker in rice varieties. *J. econ. Ent.*, **60** (2), 347-351.

DUFAY C., 1970. *Chilo suppressalis* Walker, espèce nuisible au Riz, découvert en France. *Alexanor*, 6 (7), 331-332.

EBERT G., 1973. Der Russtengelbohrer *Chilo suppressalis* Walker (Lep. Pyral.). Ein für Iran neuer Schädling. *Ent. Phytopath. appl.*, 35.

GALICHET P. F., POITOUT S., LOMA T. F., 1976. Etude préliminaire sur le comportement de la Pyrale du riz, *Chilo suppressalis* Wlk., vis-à-vis de trois variétés de riz cultivées en France. *Ann. Amélior. Plantes*, 26 (1), 93-100.

GOMEZ-CLEMENTE F., 1940. El « barrenador » del arroz. *Bol. Pathol. Veg. Entomol. Agric.*, 9, 51-66.

GRILLARD M., SEGUY J. L., 1972. Effets d'une attaque de Pyrale (*Chilo suppressalis*) sur la qualité du grain de riz en 1971. *Bull. inform. Riziculf. Fr.*, **139,** 15-18.

GUENNELON G., D'ARCIER F., 1972. Piégeage sexuel de l'Eudémis de la vigne *Lobesia botrana* Schiff. (Lep. *Tortricidae*) dans la région d'Avignon. *Rev. Zool. agric. Pathol. vég.*, **2,** 61-77.

GUENNELON G., SORIA F., 1973. Mise au point d'un élevage permanent de laboratoire de la Pyrale du riz, *Chilo suppressalis* Walker, sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5** (4), 547-558.

HARUKAWA C., TAKATO R., KUMASHIRO S., 1935. Studies on the Rice borer. III. On the population density of the rice borer. *Ber. Ohara Inst. Landw. Forsch.*, **7** (1), 1-97.

INOUYE H., KAMANO S., 1957. The effects of photoperiod and temperature on rice stem borer. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, 1 (2), 100-105.

IYATOMI K., 1936. On some habits of the hibernating larvae of *Chilo simplex* Butl. *Oyo-Dobuts. Zasshi.*, **8** (1), 38-43.

KABURAKI T., 1932. On the biotic potential of the rice Borer, *Chilo simplex* Butler. *Proc. Imp. Acad.*, **8** (6), 264-266.

KABURAKI T., KAMANO A., ISAWA I., IYATOMI K., DOKE N., SUGIYAMA S., AINO S., 1939. Studies on rice borers. III. The biology of the rice borer, *Chilo simplex* Butler, with special reference to phototaxis and chemotaxis. *Nozikairyoshiryo*, 140, 180 p.

KATSUMATA K., 1934. Results of breeding experiments with *Chilo simplex*, specially on the duration of larvae instars and the thermal constant. *J. Plant. Prot.*, Tokyo, 21 (2-3), 35-48 et 187-198.

KISHINO K., 1969. Ecological studies on the local characteristics of seasonal development of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. I. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, 13 (2), 52-60.

KISHINO K., 1970. Ecological studies on the local characteristics of development of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. 3. Seasonal development in the transitional zone from the univoltine to the bivoltine areas in the rice stem borer. *Jap. J. Appl. Entomol.*, **14** (4), 182-190.

KUWAYAMA S., 1940. Insect Pests of north-eastern Asia and their control. *Bot. Zool.*, **8** (1), 253-258.

LOMA T. F., 1974. Etude de l'influence de quelques facteurs du milieu sur le développement de la pyrale du riz *Chilo suppressalis* Walker (Lep. *Pyralidae Crambinae*). *Thèse Doctorat* 3e *cycle*, Montpellier, 120 p.

MANSINGH A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, **103,** 983-1009.

MARIE R., GRILLARD M., 1971. La question des variétés de riz. *La culture du riz en France*. Broch. 108 p. Syndicat Riziculteurs de France.

NESBITT B. F., BEEVOR P. S., HALL D. R., LESTER R., DYCK V. A., 1975. Identification of the female sex pheromones of the moth *Chilo suppressalis* Walker. *J. insect. Physiol.*, **21** (12), 1883-1886.

PATHAK M. D., 1968. Ecology of common insect pests of rice. *Ann. Rev. Entomol.*, **13,** 257-294.

RAHN R., LABEYRIE V., 1967. Importance de l'hétérogénéité de l'attraction sexuelle exercée par les femelles d'*Acrolepia assectella* Zeller. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **265,** 427-429.

TATSUKI S., ATSUSAWA S., UCHIUMI K., 1975. Sex pheromone of the rice stem borer moth *Chilo suppressalis* Walker (Lep. *Pyralidae*). I. Laboratory mating behaviour. *Botyu-Kagaku*, **40** (4), 143-150.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 267-279.

# Méthodes d'échantillonnage des populations de pontes de *L. dispar* (Lep. : Lymantriidae) en Mamora (Maroc)

A. FRAVAL, F. HERARD et M. JARRY

*Laboratoire de Zoologie,*
*Institut agronomique et vétérinaire Hassan II*
*Rabat, Maroc*

## Résumé

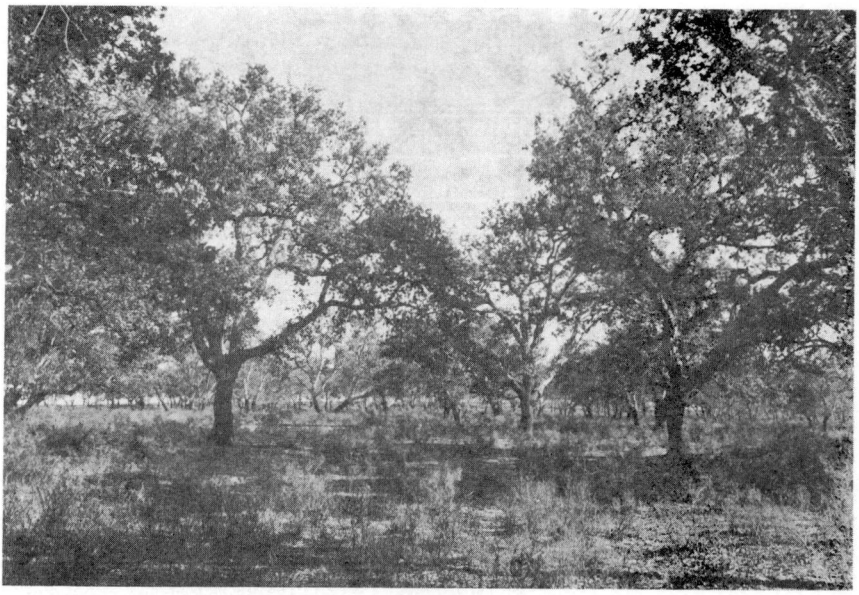
*Lymantria dispar* L. est un ravageur mondial des forêts ; il s'attaque surtout aux chênes (*Quercus* spp.). Nous tentons de définir des méthodes d'estimation des densités de ses populations appropriées à la suberaie marocaine. L'étude de la dynamique de l'insecte est abordée sur le terrain par le dénombrement des pontes. La liaison entre le nombre d'œufs et la taille des pontes est statistiquement établie. La distribution des tailles des pontes est très variable d'un arbre à l'autre et indépendante de leur situation dans l'arbre ; l'arbre entier est à considérer comme unité d'échantillonnage. A partir des résultats de l'étude exhaustive du peuplement en arbres et pontes de 5 ha de forêt, nous avons comparé trois méthodes d'échantillonnage dont les domaines d'application et les contraintes pratiques sont exposés. Ces méthodes permettent d'aborder deux problèmes majeurs de la dynamique du ravageur : la valeur de prognose du stade œuf et l'amplitude au niveau de la forêt des variations de certains autres paramètres, les uns responsables de la mortalité ovulaire (défaut de fécondation, mortalité embryonnaire naturelle, parasitisme et prédatisme), les autres, responsables du brassage de la population au moment des éclosions (vent et concordance phénologique entre le ravageur et sa plante-hôte).

*Lymantria dispar* L., principal défoliateur de la suberaie marocaine, a été étudié par notre équipe du point de vue dynamique des populations, parasitisme, action du facteur alimentaire, impact des traitements et nuisibilité. La poursuite des travaux dans ces différents domaines a nécessité la mise au point de méthodes d'estimation de ses populations. Nous exposons celles relatives au stade œuf.

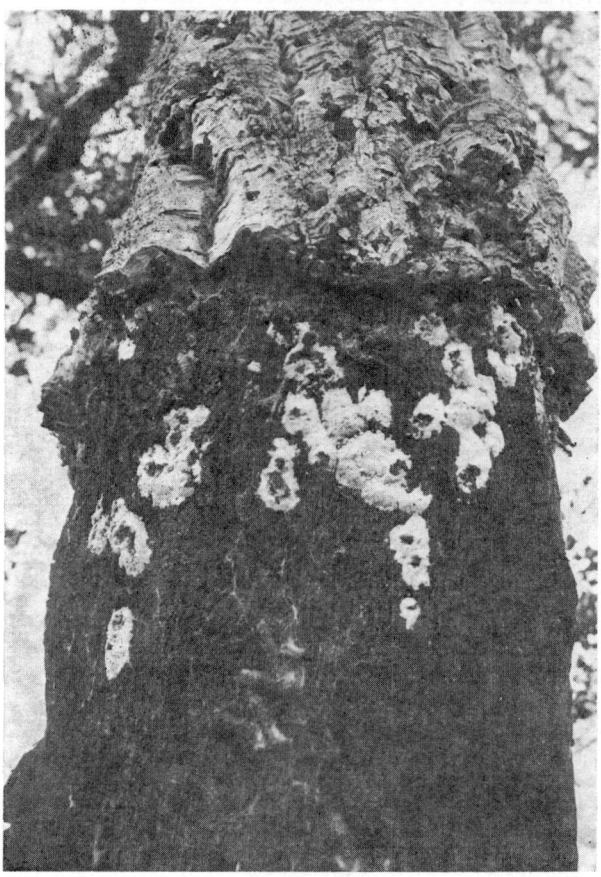
## I. — Présentation du matériel biologique

*L. dispar* est un ravageur forestier de l'hémisphère nord qui est très étudié depuis le début du siècle. Les travaux les plus récents ont fait l'objet d'une mise au point par Léonard (1974).

Au Maroc ce lépidoptère est présent dans toutes les forêts de chêne, notamment sur *Quercus suber* et *Q. ilex*. Sa chenille provoque des défoliations spectaculaires (jusqu'à 20 000 ha) en forêt de Mamora (suberaie de la bordure atlantique) où sont effectués nos travaux. Cette forêt est un important massif de 90 000 ha, de Chêne-liège principalement. La densité du peuplement étudié est de 270 arbres/ha environ avec des sujets de 5 à 10 m de hauteur et un sous-bois discontinu où dominent le Palmier nain (*Chamaerops humilis*) et le Genêt à feuille de lin (*Selene linifolia*) (fig. 1).



▲ FIG. 1. — *Suberaie de Mamora*.



◀ FIG. 2. — *Pontes de* L. dispar.

Les œufs d'une femelle de *L. dispar* sont groupés en une ponte, plaque ovale de 2 à 6 cm de longueur, peu épaisse et d'aspect velouté. Des poils (issus de l'extrémité abdominale de la femelle) lient et recouvrent les deux ou trois couches d'œufs sphériques regroupés dans une ponte au nombre de 400 en moyenne. Les masses ovulaires sont pondues uniquement sur l'écorce des chênes, sur le tronc et les branches (fig. 2). Les œufs sont déposés en juin-juillet ; le développement embryonnaire est achevé au bout de deux semaines environ. Suit une diapause estivo-hivernale jusqu'à l'éclosion en mars-avril. La biologie de *L. dispar* au Maroc, en suberaie est détaillée par ailleurs (A. Fraval *et al.*, 1975). L'étude du stade œuf de *L. dispar* en nature est abordée par l'intermédiaire des pontes, seules entités visibles et dénombrables. Nous avons établi qu'il existe une corrélation significative entre le plus grand diamètre de la masse ovulaire et le nombre d'œufs.

La droite de régression apparaît à la figure 3. Elle a été tracée à partir des tailles et des effectifs d'œufs de quarante-quatre pontes obtenues en élevage. Le coefficient de corrélation (0,94) est très significatif. On remarque toutefois que la variabilité du nombre d'œufs par classe de longueur s'accroît fortement avec la longueur. Ainsi nous mesurerons et utiliserons le paramètre « taille de la ponte » en lieu et place du nombre d'œufs par ponte.

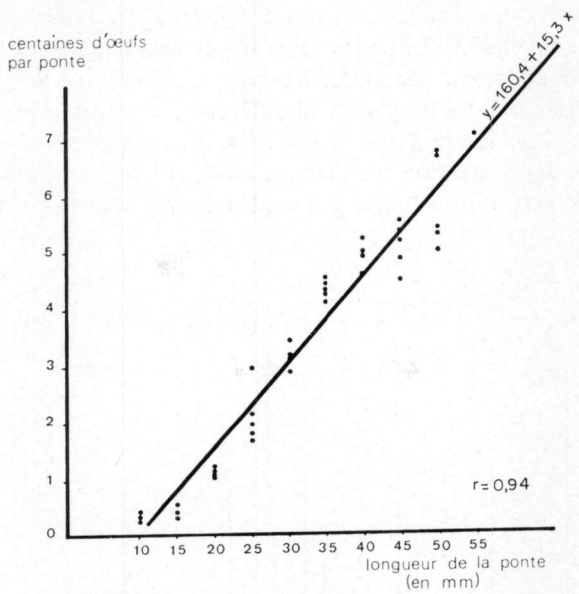



FIG. 3. — *Corrélation entre la taille des pontes et le nombre d'œufs.*

## II. — Etude de l'effectif et de la taille des pontes en fonction de leur situation sur l'arbre

Un premier comptage pendant l'hiver 1973-74 a porté sur 34 arbres voisins. Les variables prises en compte ont été : la taille de la ponte et son appartenance à un tronçon de l'arbre déterminé sur un schéma de l'arbre dessiné à partir de repères

dendrologiques. La classe de taille a été repérée au moyen d'une jauge établie à partir de la courbe de distribution des tailles (mesurées à 5 mm près) de cent quatre-vingt-douze pontes. Nous avons retenu six classes (numérotées de 1 à 6) dont les bornes sont respectivement 0-10 mm, 10-25 mm, 25-40 mm, 40-55 mm, 55-70 mm et au-delà de 70 mm. La répartition des effectifs de pontes dans ces classes est respectivement de 0,5 p. 100, 19 p. 100, 52 p. 100, 22 p. 100, 5 p. 100 et 1,5 p. 100. Le port des arbres ne se ramenant à aucun modèle simple, nous avons regroupé nos relevés selon la partition suivante : pontes présentes sur la partie déliégée du tronc (de 0 à 2 m du sol environ), pontes présentes sur la partie la mieux observable de l'arbre (de 0 à 4 m), enfin pontes de l'ensemble de l'arbre (de la base du tronc à environ 10 m de hauteur).

*Distribution des tailles des pontes*

La figure 4 montre l'histogramme des fréquences dans chaque classe de taille : pour la totalité des pontes de l'arbre, pour les pontes situées entre 0 et 4 m et pour les pontes situées sur la partie déliégée du tronc. Il existe une similitude nette entre l'histogramme relatif à toutes les pontes et celui relatif aux pontes entre 0 et 4 m. Les moyennes de ces deux échantillons ne sont d'ailleurs pas significativement différentes (respectivement 37,7 et 37,9 mm) ; les écarts-types sont également très proches (respectivement 13,69 et 13,66). Les tailles des pontes situées sur la partie déliégée du tronc se répartissent de façon légèrement différente, mais ces pontes ne représentent en moyenne que 12 p. 100 de l'effectif total. La distribution des tailles des pontes ne dépend donc pas de la situation sur l'arbre. Ainsi, si l'on veut estimer cette distribution il suffit de déterminer les tailles des pontes d'un échantillon pris entre 0 et 4 m, donc accessible.

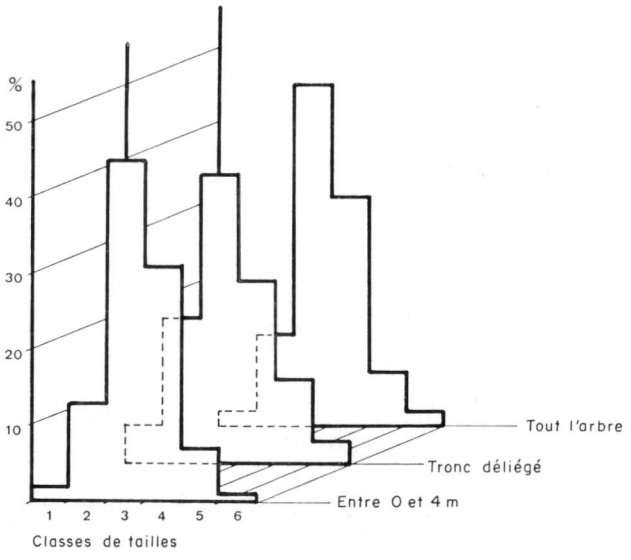



FIG. 4. — *Fréquence des classes de taille des pontes sur différentes parties de l'arbre.*

*Densité de population*

Dans les conditions particulières de la forêt de Mamora nous avons déterminé par des comptages partiels et complets des pontes par arbre que la plus petite unité d'échantillonnage valable est l'arbre entier. En effet, la figure 5 montre trois histo-

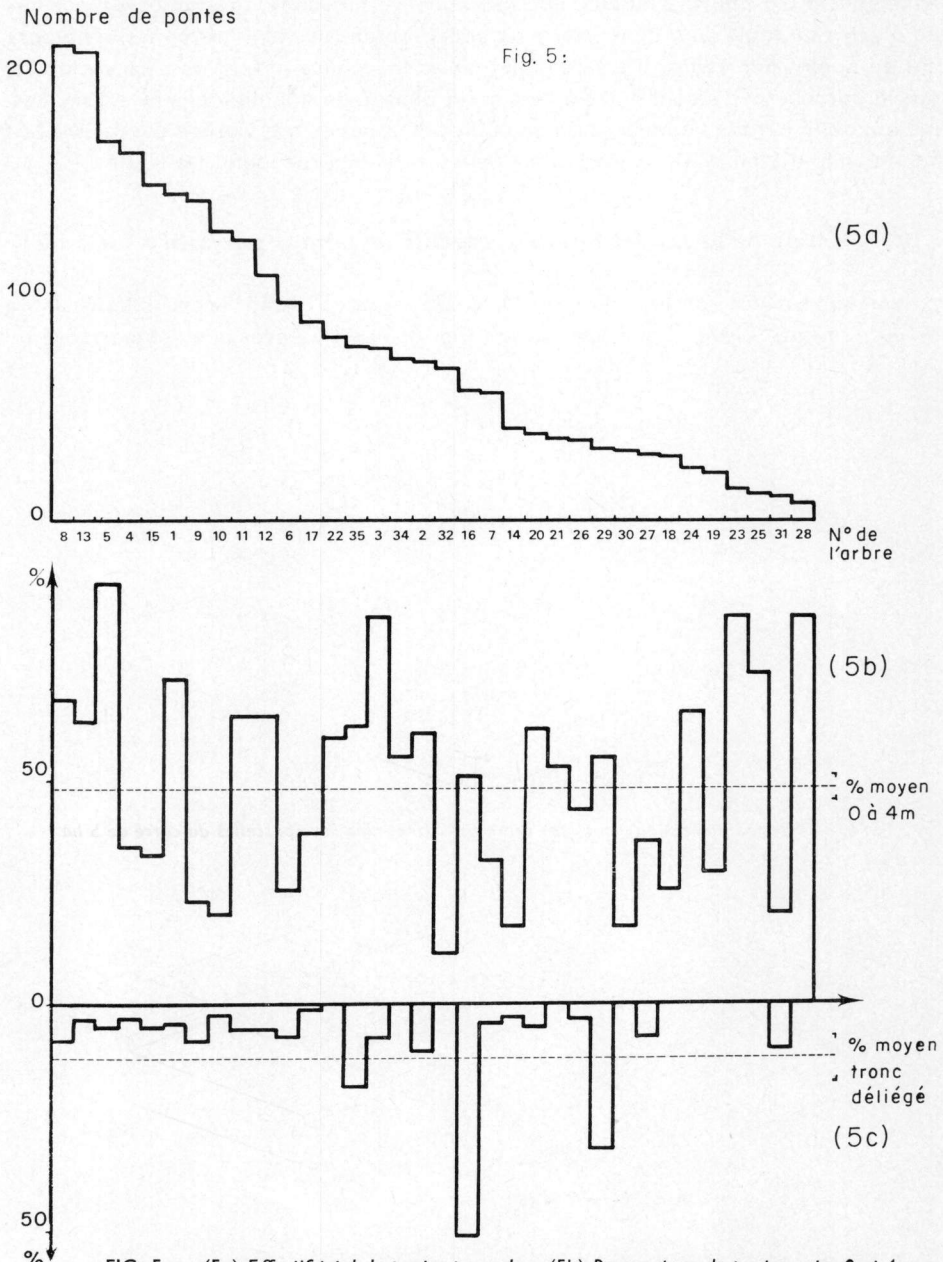



FIG. 5. — (5a) *Effectif total de pontes par arbre.* (5b) *Pourcentage de pontes entre 0 et 4 m.* (5c) *Pourcentage de pontes sur la partie déliégée du tronc.*

grammes superposés : celui de l'effectif total des pontes par arbres (les arbres, repérés par leur numéro sont rangés par effectifs de pontes décroissants) ; celui du pourcentage de pontes situées entre 0 et 4 m ; celui du pourcentage de pontes situées sur la partie déliégée du tronc. Les pontes situées entre 0 et 4 m représentent 48 p. 100 $\pm$ 3 p. 100 de l'effectif total et celles de la partie déliégée, 12 p. 100 $\pm$ 5 p. 100 de ce même effectif. La figure 5 montre que la fréquence moyenne n'est observée que sur peu d'arbres. On ne peut donc tirer avec précision de ces deux moyennes le nombre total de pontes par arbre. Il est possible que la fréquence moyenne et sa variabilité dans la parcelle dépendent entre autres de la densité de population. Ainsi, pour l'estimation de la densité de population de pontes, il apparaît que l'arbre devra être pris comme unité d'échantillonnage et qu'on devra y dénombrer toutes les pontes.

## III. — Etude de la répartition des effectifs de pontes par arbre sur 5 ha

Sur une surface carrée de 5 ha (225 $\times$ 225 m) nous avons repéré chaque arbre par un numéro, relevé le plan des arbres (fig. 8, 9 et 11) après avoir matérialisé un

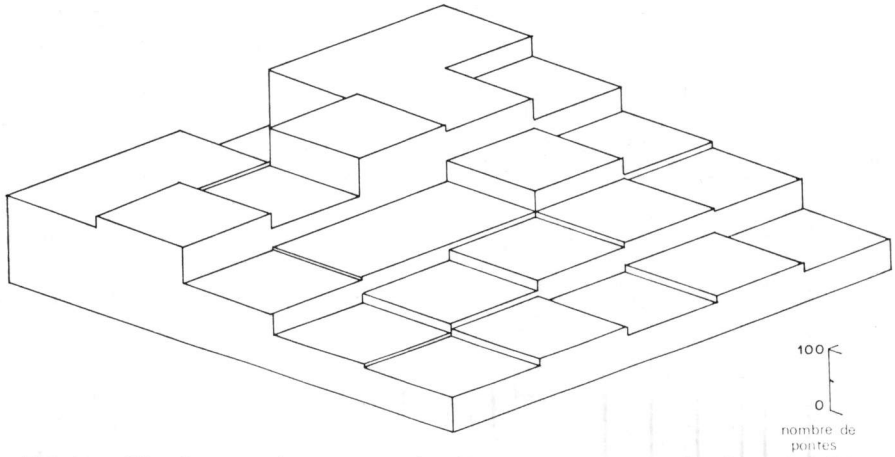



FIG. 6. — *Effectifs moyens de pontes par arbre dans vingt-cinq sous-parcelles du carré de 5 ha.*

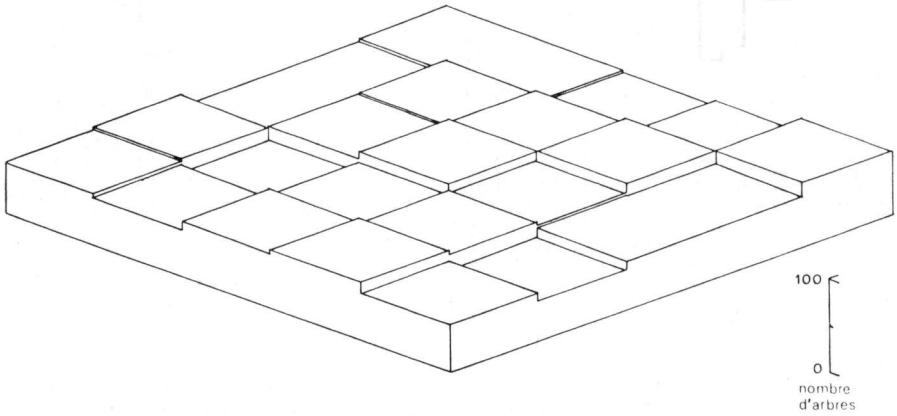



FIG. 7. — *Densité de population d'arbres dans vingt-cinq sous-parcelles du carré de 5 ha.*

quadrillage au sol de maille de 2,5 m de côté, mesuré la circonférence des troncs à 1,80 m et dénombré les pontes de chaque arbre, ce afin de caractériser les distributions des populations d'arbres et de pontes par arbre. Nous avons compté 1361 arbres sur ces 5 ha soit 270 arbres/ha environ. Nous ne donnons ici qu'une représentation schématique (fig. 6 et 7) des résultats relatifs aux vingt-cinq sous-parcelles en ce qui concerne les effectifs moyens de pontes par arbre et les densités d'arbres par sous-parcelle.

## IV. — Application aux méthodes rapides d'échantillonnage

A partir des données ainsi rassemblées nous avons tenté de définir trois méthodes A, B et C pour estimer les densités de population de pontes.

### *Méthode A*

L'observation des figures 6 et 7 nous a permis de conclure à l'absence de toute autre structure qu'un léger gradient des densités de pontes par arbre et nous a permis de procéder à un échantillonnage au hasard. Nous avons simulé un tel échan-

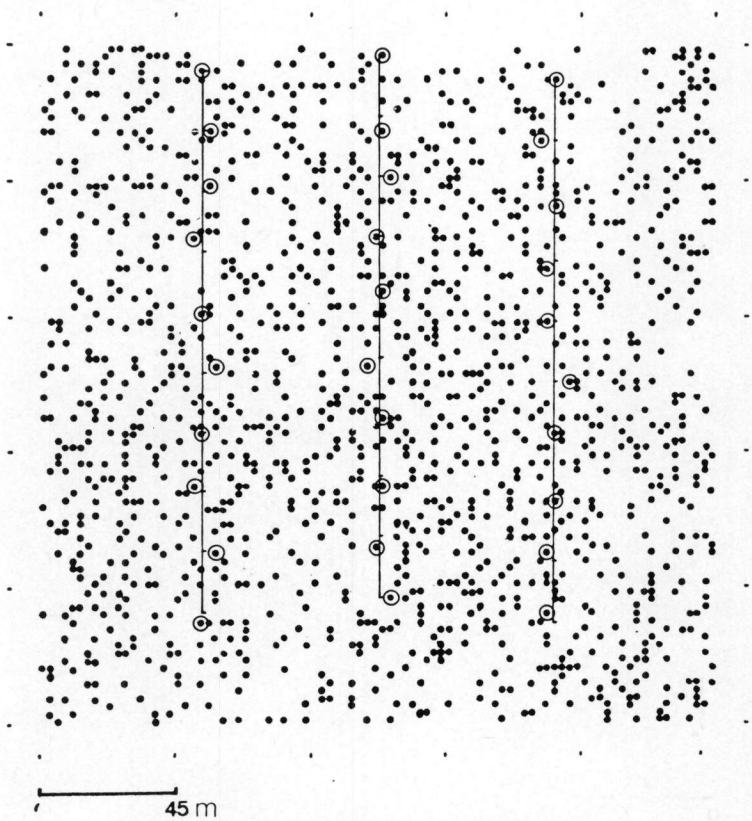



FIG. 8. — *Méthode d'échantillonnage A.*

tillonnage en choisissant parmi les 1361 arbres de la parcelle de 5 ha, 34 arbres par tirage au hasard de leurs coordonnées sur plan. Cet échantillon a les caractéristiques suivantes : moyenne de la densité de pontes par arbre : 111,44 $\pm$ 27,31. La moyenne calculée sur l'ensemble des arbres de la parcelle de 5 ha était de 110,59 $\pm$ 7,9 ; le test de comparaison des moyennes donne $\varepsilon = 0{,}03$, valeur très faible devant 1,96 (valeur tabulée). La densité de population par arbre obtenue avec cet échantillon est très proche de la densité réelle. Cette méthode a été appliquée pour les parcelles d'un dispositif expérimental d'essais insecticides. Le repérage sur le terrain des arbres dont les coordonnées ont été tirées au hasard est effectué à l'aide de cordes déroulées au sol, comme l'indique la figure 8. Cette opération nécessite un personnel nombreux et est relativement lente.

*Méthode B*

Afin de dresser une carte des densités de pontes de *L. dispar* sur l'ensemble de la forêt de Mamora, nous avons déterminé des points sur une carte et procédé au comptage des pontes de 10 arbres successifs alignés vers chacun des points cardinaux. La validité de cette méthode a été testée sur les données de l'étude exhaustive de la parcelle de 5 ha (fig. 9). La densité donnée par ce type d'échantillonnage est de 144,8 pontes par arbre à comparer avec la densité vraie qui est de 110,6. Le test de comparaison des moyennes donne $\varepsilon = 1{,}48$ ; les deux moyennes ne sont donc pas

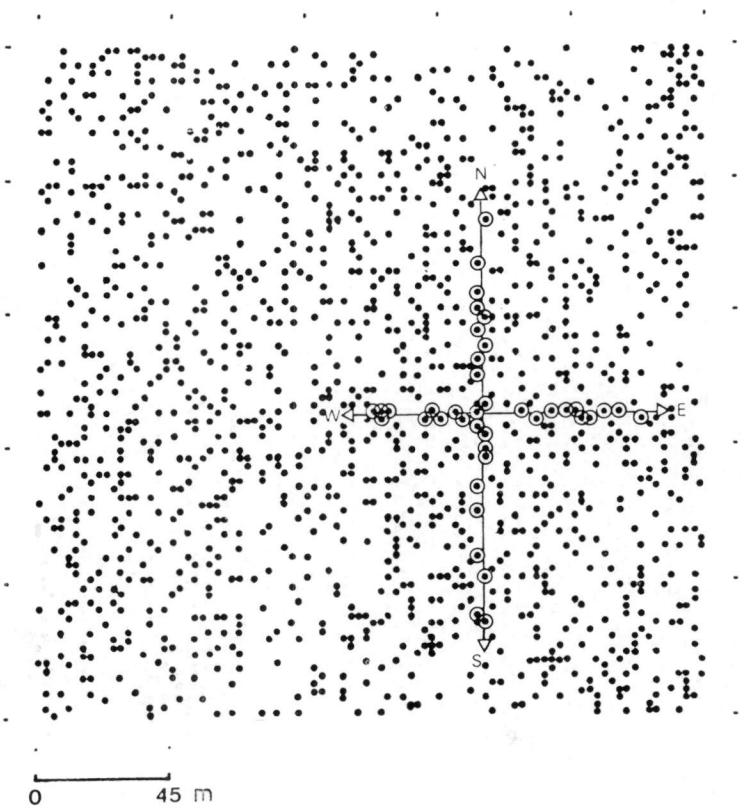



FIG. 9. — *Méthode d'échantillonnage B.*

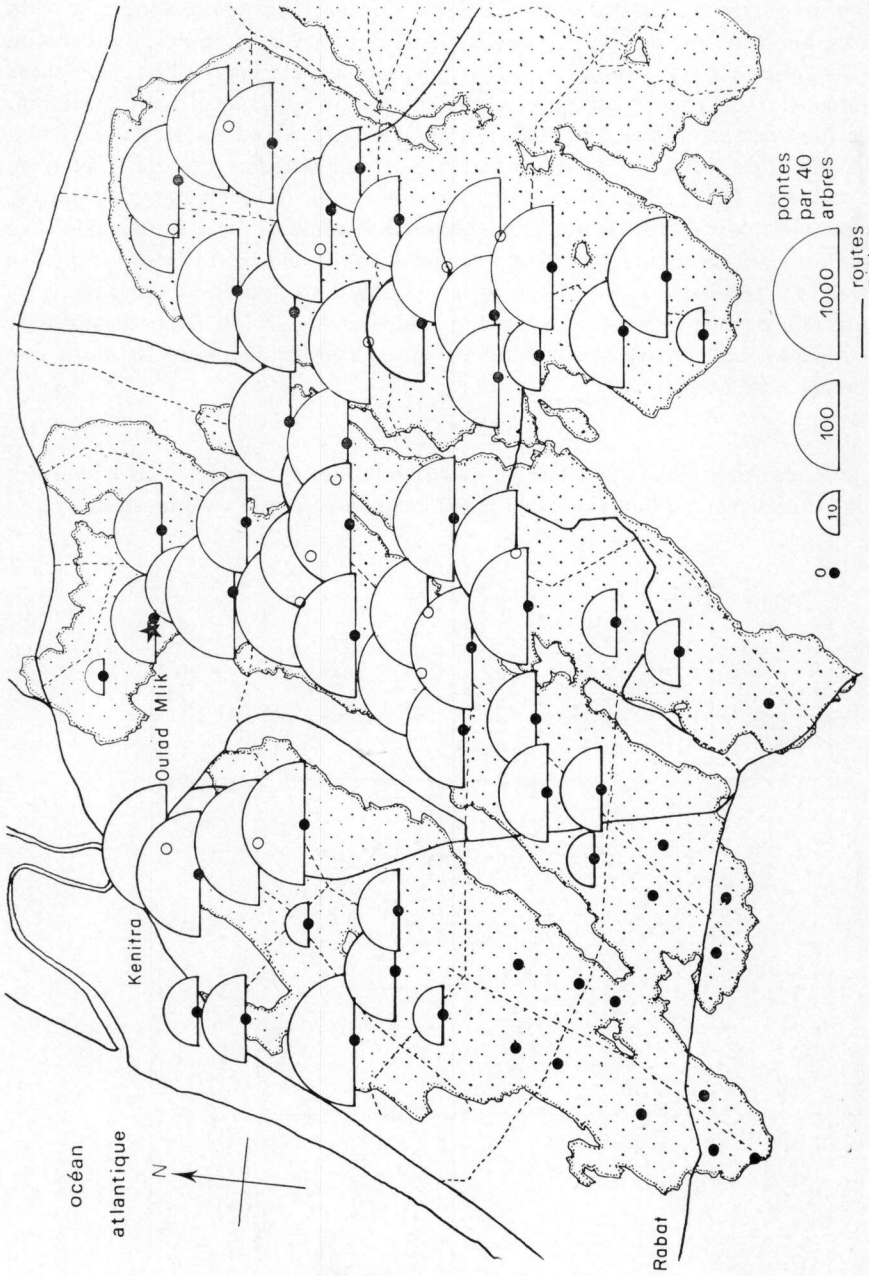



FIG. 10. — *Densités de pontes en forêt de Mamora (Hiver 1974-1975).*

significativement différentes. Cette deuxième méthode donne un résultat un peu plus approximatif que la première mais tout de même satisfaisant. En pratique, afin d'augmenter la rapidité du comptage, les effectifs de pontes sur chaque arbre sont repérés par les indices suivants : l'indice 0 correspond à l'absence de ponte, l'indice 1, à la présence de une à dix pontes par arbre, 2 à celle de dix à cent pontes, 3 à celle de cent à mille pontes et 4 à celle de plus de mille pontes. La distribution des arbres dans chaque classe d'effectif est représentée par un indice général pour la station, établi selon le protocole suivant : (1 000 $\times$ nombre d'arbres de classe 4) $+$ (100 $\times$ nombre d'arbres de classe 3) $+$ (10 $\times$ nombre d'arbres de classe 2) $+$ (1 $\times$ nombre d'arbres de classe 1). Ce procédé, s'il amène une perte d'information, est justifié par le gain considérable de temps et la bonne adaptation à une étude extensive des populations du ravageur. Il permet une classification des zones de la forêt selon l'abondance des pontes. Il a l'intérêt de rester valable dans toutes les situations géographiques et il permet une surveillance à grande échelle, suivie pendant plusieurs années consécutives. La carte de la Mamora présentée sur la figure 10 illustre un résultat de cette méthode.

*Méthode C*

La méthode A employée pour des mesures relatives à l'impact d'un traitement par *Bacillus thuringiensis* a l'inconvénient d'être lente et coûteuse en main-d'œuvre en

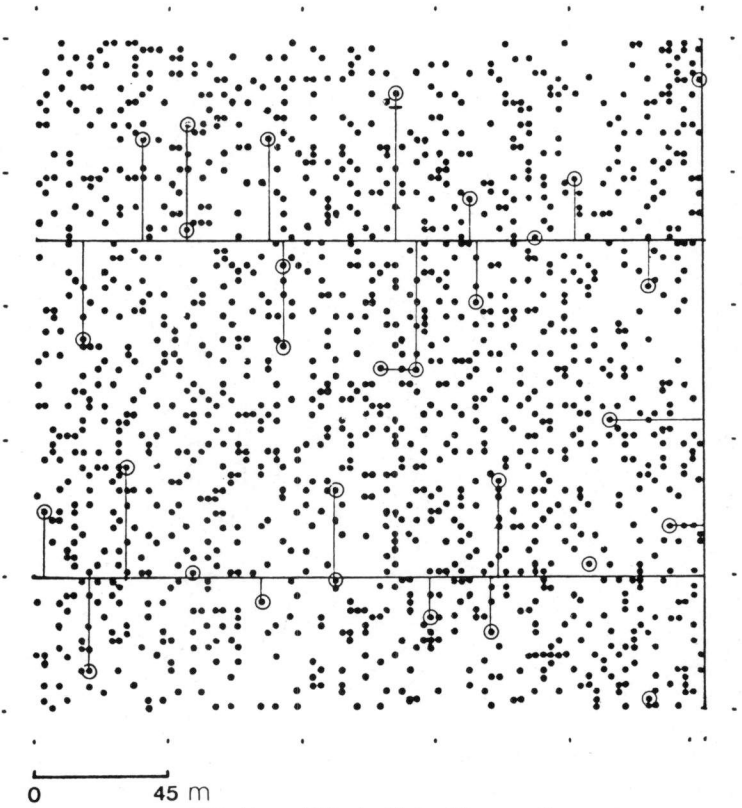



FIG. 11. — *Méthode d'échantillonnage C.*

raison du système de repérage des arbres sur le terrain qu'elle implique. Nous pouvons lui substituer un échantillonnage systématique de trente arbres réalisé comme l'indique la figure 11. Les échantillons sont régulièrement dispersés sur la surface de la parcelle. Nous avons utilisé cette méthode à partir des données du relevé exhaustif des pontes effectué sur 5 ha. Sur chacune des trois droites parallèles distantes de 56 m, 10 arbres ont été pris, distants de 20 m. La densité tirée de cet échantillon est de 120 pontes par arbre à comparer avec 110,6 (densité vraie). Le test de comparaison des moyennes donne $\varepsilon = 0{,}66$, inférieur à 1,96. La méthode est donc valable et a l'avantage d'être relativement rapide et de ne nécessiter que peu de matériel sur le terrain.

## Discussion, conclusion

Le problème de l'évaluation de la densité de population de *L. dispar* a fait l'objet de très nombreux travaux généralement liés à l'application d'insecticides ou de préparations à base de *Bacillus thuringiensis* Berliner. En ce qui concerne le dénombrement des pontes, la méthode utilisée le plus souvent a consisté à compter les pontes visibles depuis le sol sur tous les arbres dans des placettes de 300 à 800 $m^2$ réparties plus ou moins régulièrement dans des parcelles de 12 à 20 ha (Campbell, 1967, Doane et Schaefer, 1971, Kaya *et al.*, 1974).

Connola *et al.* (1966) ont utilisé deux méthodes distinctes, l'une en comptant la totalité des pontes sur l'arbre, l'autre en comptant les pontes visibles depuis le sol le long d'un trajet quelconque, le nombre de pontes observées étant multiplié par un facteur de correction de 3 à 5 selon la visibilité et la température.

Ces méthodes ne pouvaient être transposées telles quelles en suberaie marocaine atlantique car dans cette forêt-parc pâturée, constituée presque exclusivement de Chêne-liège, les pontes de *L. dispar* sont uniquement déposées sur les arbres. A partir du comptage exhaustif nous avons établi que pour connaître la taille moyenne des pontes (estimation du nombre d'œufs par ponte) on peut se contenter de mesurer la taille des pontes du bas de l'arbre. Par contre, pour connaître la densité de population des pontes, il convient de dénombrer toutes les pontes d'un certain nombre d'arbres choisis selon un protocole adapté au but de la recherche. Le dénombrement des seules pontes situées en dessous d'une limite arbitraire (4 m) ou de celles situées sur la partie déliégée du tronc est une simplification à rejeter. En effet, la proportion de pontes situées sur ces parties bien observables varie beaucoup d'un arbre à l'autre. Les facteurs qui gouvernent la répartition spatiale des pontes sur l'arbre ne nous sont pas connus précisément : nos observations nous permettent d'avancer que les facteurs en cause pourraient être la forme, la stature et l'inclinaison de l'arbre, le nombre et la disposition des fissures, éclats, accidents topographiques divers de l'écorce, l'exposition de ses différentes parties au soleil et au vent ; la densité de population des chrysalides et la chronologie des émergences seraient à prendre en compte également. La partie basse de l'arbre, avec ses pontes est affectée en outre de modifications incontrôlables : le déliégeage qui est opéré à l'époque de la ponte de *L. dispar* et le frottement par les animaux.

A partir de l'étude d'un ensemble de 1 361 arbres contigus (carré de 5 ha) nous avons mis au point plusieurs méthodes de choix des arbres-échantillons : ces méthodes peuvent être hiérarchisées selon la distance moyenne entre deux points d'échantillon-

nage *r* dans chacune. Si tous les arbres de la parcelle font l'objet d'un dénombrement de pontes, *r* est de 8,3 m (1) ; sur le réseau de sondages couvrant les 100 000 ha de la Mamora, *r* est de 6 km environ.

Le choix d'un protocole pour connaître la densité de population de pontes ne dépend pas seulement de la précision escomptée et de contraintes techniques d'organisation. En effet, le nombre de pontes par arbre ou par hectare renseigne sur la population de femelles parentes ; la valeur de prognose de cette variable reste à étudier. Ainsi que le montre la carte (fig. 10) la densité de pontes varie régulièrement de zones de forte densité à des zones de densité nulle. Mais si l'on distingue les différentes catégories d'œufs contenues dans les pontes, on constate que la répartition spatiale des œufs viables est souvent différente. En effet les pontes — entités dénombrées — renferment différentes catégories d'œufs non viables : des œufs non fécondés, des œufs où l'embryon développé est mort, des œufs parasités et des œufs attaqués par les prédateurs. De plus l'action de certains facteurs écologiques comme le vent qui disperse les jeunes chenilles, la structure topologique et la quantité du feuillage présent à l'éclosion des œufs fait que la carte des équidensités de chenilles ne se superpose pas à la carte des équidensités de pontes. Aussi un dispositif capable d'enregistrer la succession des valeurs prises par les différentes variables caractérisant une population de *L. dispar* devra-t-il être conçu plus dense (*r* plus petit) que celui qui s'avère nécessaire à l'établissement de la seule densité de pontes. Nous estimons que la distance *r* entre deux points d'échantillonnage devrait être de 100 m.

L'effectif de pontes, très souvent utilisé pour caractériser une population de *L. dispar*, est une variable aisément mesurable selon l'une des méthodes exposées. Elle conduit à établir l'effectif d'œufs (par arbre ou par hectare) en mesurant en outre la taille moyenne des pontes. Toutefois ce critère ne possède qu'une valeur limitée ; Il faudrait au moins connaître la proportion d'œufs viables pour définir correctement la population de *L. dispar* au moment où elle engage son action déprédatrice au printemps.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à adresser leurs plus vifs remerciements à P. Questienne (station de Recherches Forestières de Rabat) ainsi qu'à B. Hurpin, J. C. Pihan et J. M. Pinet pour leurs conseils et leurs appuis, à Mme Marie-Claude Villand, MM. G. Lafont et D. Vein pour leur collaboration, à Mlle Mouda Boukhadmi, Mme Annick Massacrier, MM. Amartini, El Wardi, Farissi, Khaya, Mahjoubi, Stitou pour leur aide technique et à M. C. Geri qui a bien voulu relire le manuscrit. Ces recherches ont été partiellement supportées par l'U. S. Department of Agriculture, PL 480, Grant FG-Mo-102, ENT 1.

## Summary

*Sampling methods to estimate the density of egg-masses of* Lymantria dispar L. (*Lep. : Lymantriidae*) *in the Mamora forest* (*Morocco*)

*Lymantria dispar* L. is a wide spread pest of forest trees, especially species of oaks (Quercus spp.). We have attempted to describe methods suitable for the estimation of population densities of the insect under the particular conditions of the moroccan cork-oak forest. The study of the dynamics of the

(1) *r* = distance moyenne entre un arbre et son plus proche voisin dans l'hypothèse où ils sont répartis au hasard : r = 0,25/densité.

insect in the field was approached from a consideration of the number of egg masses — an entity that can be seen and counted, with the number of eggs within a mass being statistically related to the size of the mass. The size of the egg mass was not related to its position on the tree. This situation, which varied from tree to tree, forced us to consider the entire tree as a sample unit. Using the results of a detailed study of the number of trees and egg masses in 5 ha of forest, we tested three methods of sampling whose range of application and practical limitation are explained. These methods allowed us to consider two major problems concerning the dynamics of the pest : the value of a forecast based on the egg stage and the degree, at the forest level, of the variations of certain other estimated parameters at any given time.

## Références bibliographiques

CAMPBELL R. W., 1967. The analysis of numerical changes in Gypsy Moth populations. *Forest Sci. Monograph.*, **15.**

CONNOLA D. P., LEWIS F. B., Mc DONOUGH J. L., 1966. Experimental field techniques used to evaluate Gypsy Moth, *P. Dispar*, control in New York. *J. econ. Entomol.*, **59,** 284-287.

DOANE C. C., SCHAEFER P. V., 1971. Aerial application of insecticides for control of the Gypsy Moth ; with studies of effects on non target insects and birds. *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.*, **724,** 5-23.

FRAVAL A., HERARD F., QUESTIENNE P., 1975. Connaissances actuelles sur la situation au Maroc d'un ravageur mondial des forêts : *Lymantria dispar* L. *Hommes, Terre et Eaux*, **4** (17) : 47-53.

FRAVAL A., HERARD F., 1975. Programme de prospection de la faune antagoniste de *Lymantria dispar* au Maroc 1972-1975. *U. S. D. A., Rapport final*, 46 p. + ill.

KAYA H. *et al.*, 1974. Gypsy Moth aerial tests with *Bacillus thuringiensis* Berliner and Pyrethroids. *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.*, **744,** 18 p.

LEONARD D. E., 1974. Recent developments in ecology and control of the Gypsy moth. *Ann. Rev. Entomol.*, **19,** 197-229.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 281-287.

# Le métabolisme de détoxication chez *Prodenia litura* (Lep., Noctuidae) : l'aldrine époxydase

J. L. RIVIERE et JOCELYNE FERNANDEZ

*Laboratoire de Phytopharmacie, Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A., 78000 Versailles*

## Résumé

Les larves âgées de *Prodenia litura* convertissent *in vitro* l'aldrine en dieldrine. La réaction est localisée dans la fraction microsomique des homogénats de tube digestif et nécessite NADPH et $O_2$. L'activité est inductible par le pentaméthyl benzène. Le stockage des larves vivantes au réfrigérateur permet de conserver l'activité enzymatique d'une manière satisfaisante.

## Introduction

Le métabolisme des insecticides est un cas particulier de la détoxication par l'organisme des composés exogènes (= xenobiontes) : chez les êtres vivants, les toxiques et les substrats non utilisables pour l'alimentation, sont éliminés directement ou transformés en dérivés non toxiques. D'une façon générale, les molécules initiales, plus ou moins fortement lipophiles, subissent des réactions variées qui les transforment en composés hydrosolubles faciles à éliminer par voie urinaire. Les transformations chimiques sont dues principalement à des systèmes enzymatiques localisés dans le foie des vertébrés, et catalysant des réactions variées (oxydation, réduction, hydroxylation, époxydation, S-, O-, N-désalkylation), mais qui peuvent toutes se ramener au schéma général d'une oxydo-réduction. Les systèmes enzymatiques dépendent d'un (ou plusieurs) cytochromes, généralement NADPH-dépendants dont le type est le cytochrome P-450 (La Du *et al.*, 1971).

De tels systèmes enzymatiques ont été mis en évidence chez les insectes, et si le schéma de principe reste le même, les modalités de structure et de fonctionnement peuvent être quelque peu différentes de ce qui existe chez les vertébrés (Hodgson et Plapp, 1970 ; Wilkinson et Brattsten, 1972 ; Agosin *et al.*, 1974).

Le travail qui suit présente quelques caractéristiques du métabolisme *in vitro* de l'aldrine, chez une Noctuelle, *Prodenia litura*.

## I. — Matériel et méthodes

### a) *Insecte*

La souche utilisée provient de l'élevage de la Station de Lutte biologique, La Minière, et nous a été aimablement fournie par G. Biache. Il s'agit de *Prodenia* (= *Spodoptera*) *litura*, espèce très voisine de *Prodenia eridania*. La chenille est élevée sur milieu artificiel semi-synthétique à base de luzerne déshydratée (G. Biache, communication personnelle). La formation des chrysalides se fait dans de bonnes conditions dans de la tourbe humidifiée. Les adultes sont maintenus dans des cages en matière plastique transparente, avec de l'eau miellée et du papier filtre plié en accordéon où ils peuvent déposer leur ponte. Le local d'élevage a les caractéristiques suivantes :

$t = 25\ ^oC$ ;
photopériode : 16 h ;
H.R. : 70-75 p. 100.

Dans ces conditions, le cycle de développement est d'environ 6 semaines qui se décomposent ainsi :

développement embryonnaire : 4-5 j ;
développement larvaire : 19-21 j ;
chrysalide : 8-10 j ;
adultes : ponte dès le 4e jour.

### b) *Produits chimiques*

Aldrine et dieldrine (Shell) recristallisés pour usage analytique :

NADP, G6P, G6P-DH : Bœhringer ;
PMB (pentaméthylbenzène) : Koch-Light ;
BSA (albumine bovine sérique) : Merck.

### c) *Préparation des fractions tissulaires*

Les procédures utilisées suivent les indications de Krieger et Wilkinson (1969). Toutes les expérimentations ont été faites à partir de tubes digestifs de larves de sixième stade, qui possèdent l'activité métabolique la plus intense.

Les insectes sont rapidement disséqués dans une solution de KCl 1,15 p. 100, le tube digestif vidé et lavé dans deux bains de KCl. Après broyage à l'Ultra-Turrax (20 000 t/mn $\times$ 30 s) dans le même milieu, l'homogénat (1 tube digestif/2 ml) est filtré sur gaze et centrifugé (10 800 g $\times$ 10 mn).

La fraction surnageante est utilisée telle quelle (surnageant post-mitochondrial) ou centrifugée (35 000 t/mn $\times$ 80 mn ; Spinco avec rotor 40). Le culot de centrifugation repris par KCl constitue la fraction microsomique.

d) *Incubation*

Le milieu d'incubation a la composition suivante (volume final 2,55 ml).

| | |
|---|---|
| Tampon phosphate $Na^+/K^+$ pH 7,4 | $5 \times 10^{-2}$ M |
| NADP | $\times 10^{-4}$ M |
| G6P | $2,5 \times 10^{-3}$ M |
| G6P-DH | 0,45 u/ml |
| Aldrine dans 50 µl méthoxyéthanol | $5 \times 10^{-5}$ M |
| Fraction tissulaire | 0,5 ml |

Le milieu est oxygéné par 10 mn de bullage avec de l'oxygène. L'incubation se fait en tubes à essais, à 30 °C pendant 10 mn, dans un bain-marie thermostaté non agité. La réaction débute par adjonction de la fraction tissulaire et elle est arrêtée par 2,5 ml d'acétone distillée. Les tubes sont ensuite stockés au congélateur à — 25 °C.

e) *Dosage de la dieldrine*

L'extraction suit le protocole expérimental de Krieger et Wilkinson (1969) avec de légères modifications. Le contenu du tube à essais, auquel s'ajoute 3,0 ml d'acétone utilisés pour le rinçage, est extrait par 2 × 4,0 ml d'éther de pétrole. Après mélange des phases à l'Ultra-Turrax, les extraits éthérés sont recueillis et volumés à 10,0 ml.

Le taux de récupération de la dieldrine est > 95 p. 100. Le dosage se fait par chromatographie gaz-liquide (appareil Girdel) avec détecteur à capture d'électrons. La quantification des résultats se fait par comparaison des hauteurs des pics des échantillons avec ceux de solutions de référence de titre connu.

f) *Dosage des protéines*

Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry, modifiée par Hartree (1972), avec de l'albumine bovine sérique comme référence.

## II. — Résultats

a) *Identification des métabolites*

L'incubation d'aldrine avec des fractions tissulaires de *P. litura* produit essentiellement de la dieldrine, identifiée par son temps de rétention sur deux colonnes différentes.

b) *Linéarité de la réaction*

*En fonction du mode d'incubation.*

Plusieurs modes d'incubation ont été préalablement testés, compte tenu de l'importance de l'oxygénation pendant l'incubation (Fouts, 1970).

— A : tube à essai, non agité ;
— B : tube à essai, oxygéné 10 mn avant l'incubation, non agité ;
— C : tube à essai avec barbottage d'oxygène pendant l'incubation ;
— D : erlenmeyer 25 ml, agité pendant l'incubation.

Les deux premiers procédés donnent des résultats équivalents (fig. 1). La procédure B a été retenue pour la suite des essais.

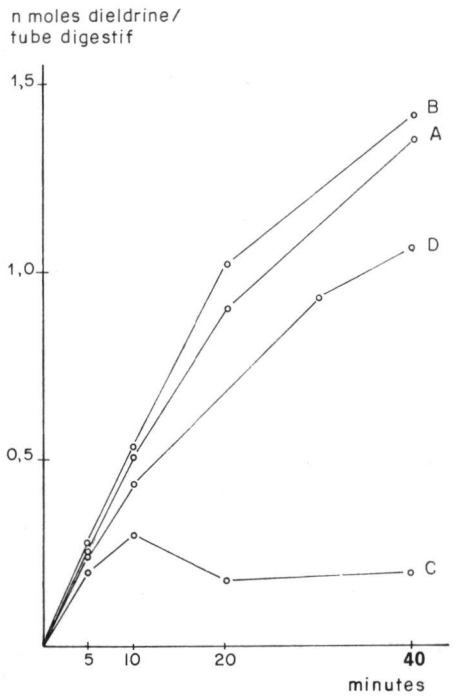



FIG. 1. — *Effet du mode d'incubation sur l'activité de l'aldrine epoxydase de* P. litura.

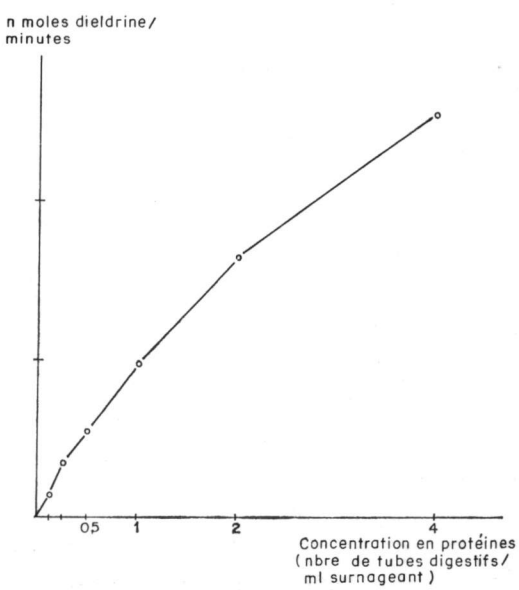



**FIG. 2.** — *Effet de la concentration en protéines sur l'activité de l'aldrine epoxydase de* P. litura.

*En fonction de la concentration en protéines.*

La réaction n'est pas strictement linéaire en fonction de la concentration en enzymes : la dilution de la fraction surnageante provoque une activation de l'enzyme (fig. 2). Le phénomène inverse avait été observé par Krieger et Wilkinson (1969) : l'activité augmentait aux concentrations protéiques élevées. La différence des résultats provient peut-être de l'utilisation dans un cas d'une fraction microsomique, et dans l'autre d'un surnageant post-mitochondrial.

### c) *Effet des cofacteurs*

Différents cofacteurs et paramètres du milieu peuvent modifier la vitesse de la réaction (tabl. 1). On constate la nécessité absolue du NADP et du G6P, et dans la fraction microsomique du G6P-DH, ce qui est conforme à la nature d'oxygénase NADPH dépendante de l'aldrine époxydase. L'EDTA, le magnésium, la nicotinamide ont peu d'influence sur l'activité.

TABLEAU 1

*Effet des cofacteurs sur l'activité* in vitro *de l'aldrine époxydase de* P. litura

| | | n moles/tube digestif × mn | n moles/g protéine × mn | p. 100 |
|---|---|---|---|---|
| Surnageant postmitochondrial | Milieu complet | 0,90 | | 100 |
| | — NADP | 0,48 | | 54 |
| | — CGP | 0,33 | | 36 |
| | — CGP-DH | 0,91 | | 101 |
| | NADP $10^{-3}$ M | 0,95 | | 105 |
| | NADP $10^{-5}$ M | 0,84 | | 93 |
| | + EDTA $10^{-3}$ M | 0,91 | | 101 |
| | + nicotinamide $10^{-3}$ M | 0,94 | | 104 |
| | + $MgCl_2$ $10^{-3}$ M | 0,96 | | 107 |
| Fraction microsomique | Milieu complet | 0,70 | 1 830 | 100 |
| | — NADP | 0,003 | 8 | 0,4 |
| | — G6P | 0,003 | 8 | 0,4 |
| | — G6P-DH | 0,63 | 629 | 34 |
| | NADP $10^{-3}$ M | 0,65 | 1 720 | 94 |
| | NADP $10^{-5}$ M | 0,55 | 1 460 | 80 |
| | + EDTA $10^{-3}$ M | 0,53 | 1 400 | 76 |
| | + nicotinamide $10^{-3}$ M | 0,59 | 1 550 | 85 |
| | + $MgCl_2$ $10^{-3}$ M | 0,50 | 1 300 | 72 |

* 38 µg de protéines microsomiques/tube digestif.

### d) *Induction par le PMB*

Selon Brattsten et Wilkinson (1973), le PMB (pentaméthylbenzène) est un inducteur extrêmement puissant des activités microsomiques chez *Prodenia eridania*. A la concentration de 100 ppm dans le régime de *P. litura* (pendant toute la durée du déve-

loppement larvaire), on observe une augmentation significative de l'aldrine époxydase (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Effet du PMB* (100 ppm dans le régime) *et du stockage sur l'activité de l'aldrine époxydase de* P. Litura (n moles/tube digestif mn ± S. D.)

| Stockage | 0 | 2-3 j | 5-6 j |
|---|---|---|---|
| Souche témoin.... | 0,54 ± 0,21 | 0,37 ± 0,10 | 0,42 ± 0,14 |
| Souche PMB..... | 1,30 ± 0,37 | 1,40 ± 0,21 | 1,00 ± 0,14 |

Cependant le PMB administré chroniquement s'est révélé toxique à long terme : à 50 ppm dans la nourriture, le développement de la 1re génération se fait normalement mais les pontes des adultes, issus des larves ainsi traitées, ne se développent pas.

e) *Effet du stockage des chenilles*

Une des difficultés de l'étude des fractions microsomiques de *Prodenia* tient à la brièveté de la période métaboliquement active : environ 1-2 j sur 6 semaines de développement. Les procédures de stockage des homogénats congelés ou même des fractions microsomiques concentrées ne sont pas satisfaisantes. On peut cependant, d'une manière très simple, allonger la période d'utilisation du matériel vivant en stockant quelque temps à 4 °C les chenilles de dernier stade vivantes.

Le tableau 2 indique que 6 j de stockage dans ces conditions maintiennent un niveau acceptable d'activité enzymatique, que ce soit la souche induite ou la souche témoin.

## Conclusion

Les résultats précédents indiquent clairement que l'aldrine époxydase de *P. litura* est très semblable à celle de *P. eridania* telle que l'ont décrite Krieger et Wilkinson (1969).

Les niveaux d'activité sont équivalents (1 830 contre 2 145 nmoles/mn × mg protéines) et les caractéristiques de la réaction identiques. L'activité très élevée de *P. eridania* en fait une espèce de premier plan pour l'étude du métabolisme *in vitro*. *P. litura* pourrait être utilisée dans le même but avec des performances équivalentes.

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Drug-metabolism in* Prodenia litura (*Lep., Noctuidae*) : *aldrin epoxidase*

Epoxidation of aldrin to dieldrin occurs in digestive tract of *P. litura*. The enzyme is a typical mixed-function oxidase requiring NADPH and $O_2$. Pentamethylbenzene is a potent inducer. Living larvae can be stored up to 6 days without significant loss of activity.

## Références bibliographiques

AGOSIN M., PERRY A. S., 1974. « Microsomal mixed-function oxidases » in « The Physiology of Insecta ». M. Rockstein, ed. 2nd edit, vol. 5, 597-96, Academic Press, New York, London.

BRATTSTEN L. B., WILKINSON C. F., 1973. Induction of microsomal enzymes in the southern army worm (*Prodenia eridania*). *Pestic. Biochem. Physiol.*, **3,** 393-407.

LA DU B. N., MANDEL H. G., WAY E. L., 1971. Fundamentals of drug metabolism and drug disposition. Williams and Wilkins.

FOUTS J. R., 1970. Some *in vitro* assay conditions that affect detection and quantitation of phenobarbital induced increases in hepatic microsomal drug-metabolizing enzyme activity. *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, **56,** 48-65.

HARTREE E. F., 1972. Determination of protein : a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response. *Anal. Biochem.*, **48** (2), 422-7.

HODGSON E., PLAPP F. W., 1970. Biochemical characteristics of insect microsomes. *J. Agr. Food Chem.*, **58,** 1048.

KRIEGER R. I., WILKINSON C. F., 1969. Microsomal mixed-function oxidases in insects. I. localization and properties of an enzyme system effecting aldrin epoxidation in larvae of the southern armyworm (*Prodenia eridania*). *Biochem. Pharmacol.*, **58,** 1403-15, 1969.

WILKINSON C. F., BRATTSTEN L. B., 1972. Microsomal drug metabolizing enzymes in insects. *Drug Metab. Rev.*, **5,** 153-228.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 289-302.

# Paramètres cinétiques d'oxydation de l'acide ascorbique par l'eau oxygénée *in vitro* Application à la préparation de l'acide déhydroascorbique pour l'étude de la nutrition artificielle de lépidoptères phytophages

M. BOUNIAS

avec la collaboration technique de Mme F. PARIS *

*Département de Zoologie, Laboratoire de Biochimie* **, *Centre de Recherches d'Avignon, INRA,* 84140, *Montfavet*

## Résumé

La recherche d'une méthode simple de préparation de l'acide déhydroascorbique en vue de recherches sur la nutrition des insectes implique la nécessité d'oxyder l'acide ascorbique à pH acide en solutions mères concentrées (0,15 M) sans le concours d'oxydants devant être séparés ensuite du fait de leur toxicité. L'oxydation spontanée ou catalytique est inopérante sur les solutions concentrées. Par contre, l'eau oxygénée a permis de réaliser une oxydation ménagée. L'étude des paramètres cinétiques montre qu'il s'agit d'une réaction de type mono-moléculaire dont la vitesse dépend de la concentration des réactifs et du pH. Les conditions de production quantitative de l'acide déhydro-ascorbique ont été déterminées et ses produits de dégradation, au terme d'une oxydation ultérieure, ont été identifiés à l'acide oxalique et à l'acide thréonique.

## Introduction

Les travaux de Chippendale et Beck (1964), puis ceux de Dadd *et al.* (1967), ont montré que certains insectes ne peuvent se développer normalement, en élevage sur milieux artificiels, sans un apport d'acide ascorbique (ASC). Ces observations sont confirmées par les recherches de Levinson et Navon (1969), Gupta *et al.* (1972), Chippendale (1975), montrant l'impossibilité, pour des lépidoptères et des hyménoptères de synthétiser la vitamine C à partir des précurseurs habituels connus ; en revanche, Pierre (1962), puis Vanderzant et Richardson (1963) ont abouti à des conclusions différentes, de sorte que le problème reste posé.

Dans l'étude du mode d'action de l'acide ascorbique chez l'Insecte, l'une des premières étapes est la recherche des possibilités d'utilisation de son dérivé oxydé : l'acide déhydroascorbique (DHASC). Chez certains mammifères, celui-ci peut être incorporé dans les érythocytes où il est ensuite réduit (Okamura, 1972), tandis que

* Décédée le 30/07/76.
** Relié au Laboratoire de Biologie de l'INSA, 69621 Villeurbanne.

des différences d'absorption d'acide ascorbique-1-$^{14}$C et déhydroascorbique1-$^{14}$C étaient obtenues par Hornig *et al.* (1971) selon que les animaux étaient, ou non, carencés en vitamine C.

Le rôle particulier de l'acide déhydroascorbique est partiellement connu chez les mammifères (travaux de Sjostrand, 1970) mais, n'a pratiquement jamais été analysé chez l'insecte (Bounias, 1974).

Le remplacement, dans les milieux artificiels, de la vitamine C par son dérivé oxydé nécessite la mise au point d'une méthode de préparation n'impliquant pas l'adjonction de composés oxydants qui pourraient être toxiques. Les techniques utilisant les halogènes ou le permanganate (Hirst *et al.*, 1933) sont donc à proscrire. A défaut de disposer d'oxygène naissant de concentration définie et maîtrisable, la voie la plus intéressante paraît être celle utilisant l'eau oxygénée, excipient instable dont l'excès éventuel après réaction, peut s'éliminer facilement au moment de la préparation des milieux sous l'action conjuguée de la chaleur et du brassage mécanique.

Dès 1928, Szent-Gyorgyi signalait l'oxydation possible de l'acide hexuronique sous l'action de $H_2O_2$ produit par les peroxydases tissulaires. Puis Schummer (1940) étudiait les cinétiques d'auto-oxydation en solutions très diluées ($10^{-4}$ M), en mentionnant simplement l'effet oxydant du $H_2O_2$ sans indiquer de résultats numériques. En revanche, Dekker et Dickinson (1940) n'obtenaient pas d'oxydation de l'acide ascorbique par $H_2O_2$ sans le concours de l'action catalytique de métaux lourds ($Cu^{++}$) (ce qui avait été déjà signalé par Szent-Gyorgyi (1928). Plus tard, Pecherer (1951) n'obtenait également l'oxydation de l'acide ascorbique par $H_2O_2$ qu'en présence de $Fe^{++}$ ou d'iode. Une incertitude subsistait donc quant au mécanisme réactionnel dont aucune étude cinétique ne semble avoir été développée jusque-là.

Les travaux de Genty-Aime (1961) ont montré la formation parallèle de $H_2O_2$ au cours des phénomènes d'oxydation de la vitamine C *in vivo* puis Curda et Kyzlink (1971) ont établi que son oxydation nécessite en fait un transfert optimum d'oxygène actif. Enfin, les travaux les plus récents sur l'oxydation catalytique (Bourgeois et Mainguy, 1973) tout comme ceux de Schummer en 1940 sur l'auto-oxydation, ont été opérés à très faibles concentrations ($10^{-3}$ à $10^{-4}$ M).

Ceci nous a donc amené à examiner d'abord le cas de solutions diluées, puis à rechercher les possibilités d'oxydation des solutions mères par $H_2O_2$ en excès. La nécessité de respecter le pH des milieux (voisin de 4,5) ne nous ayant pas permis de travailler en milieu fortement tamponné, nous avons dû déterminer également l'influence du pH entre 2,4 et 5,1 : cette zone restait en effet mal connue, car Schummer (1940) avait précisément étudié les constantes cinétiques entre pH 5,8 et pH 7,8.

## Matériel et méthodes

### a) *Dosage colorimétrique de l'acide ascorbique*

L'acide ascorbique est dosé en solution dans des conditions décrites précédemment (Bounias et Bonnot, 1976), grâce à la méthode utilisant la décoloration du dichloro-2-6-phénolindophénol lors de sa réduction par la vitamine. Les risques d'interférence avec d'autres composés réducteurs (Roe, 1961) n'interviennent pas

dans les essais *in vitro*. Trois mesures sont effectuées pour chaque dosage. Les coefficients de variation sont égaux à 0,030.

b) *Dosage chromatographique*

L'acide ascorbique et l'acide déhydroascorbique sont séparés sur couches minces de gel de silice (Merck, réf. 5749) tamponnées ou non (tabl. 1). Les solvants utilisés ont été les suivants :

— Ethanol-eau-Ac. acétique pur (90-9-1 v/v) (S1) ;
— Propanol-eau-Ac. acétique pur (80-18-2 v/v) (S2).

Deux migrations successives de 4 et 9 cm respectivement sont opérées avec un bref séchage entre les deux.

Les acides organiques sont chromatographiés sur les mêmes supports, non tamponnés, avec les solvants suivants :

— Propanol-eau-acide acétique (80-18-2-v/v) (S2) ;
— Propanol-eau (75-25 v/v) (S3).

Les Rf obtenus sont présentés dans le tableau 1 et le tableau 2 indique le mode de révélation des composés sur les plaques.

TABLEAU 1

*Séparation des acides organiques, de la vitamine C et de l'acide DHASC sur gel de silice.*
Les Rf sont calculés par rapport au plus haut front de solvant

| Composés Séparés | Rf dans les solvants suivants | | | |
|---|---|---|---|---|
| | S1 | S1 + tampon | S2 | S3 |
| ASC ..... | 0,65 | 0,27 | 0,48 | — |
| DHASC . | 0,76 | 0,50 | 0,63 | — |
| Ac. oxalique ..... | | | 0,16 | 0,025 |
| Ac. tartrique ..... | | | 0,18 | 0,08 |
| Ac. citrique ..... | | | 0,22 | 0,26 |
| Av. thréonique ..... | | | 0,23 | — |
| Ac. malique ..... | | | 0,33 | 0,36 |
| Ac. succinique ..... | | | 0,64 | 0,61 |

TABLEAU 2

*Révélation chimique des composés séparés sur couche mince de gel de silice*

| Produits | Réactifs | Résultats |
|---|---|---|
| Ac. ASC. ..... | Acide phosphomolybdique dans l'éthanol-sulfurique | Taches bleues sur fond jaune |
| Ac. DHASC ..... | O. phénylène-diamine dans l'éthanol-sulfurique | Taches jaunes sur fond blanc |
| Ac. organiques ..... | pourpre de bromocrésol dans l'éthanol-sodique | taches jaunes sur fond bleu |

La détermination quantitative de ASC et DHASC est réalisée avec l'enregistrement des taches à l'aide d'un photomètre enregistreur intégrateur (Vernon, PHI-5), selon les principes décrits antérieurement (Bounias, 1969). Les longueurs d'ondes utilisées sont respectivement 598 nm pour ASC et 453 nm pour DHASC (filtres Kodak). La figure 1 présente une courbe d'étalonnage réalisée à partir d'une gamme de solutions étalons d'acide ascorbique (Merck, réf. 127).

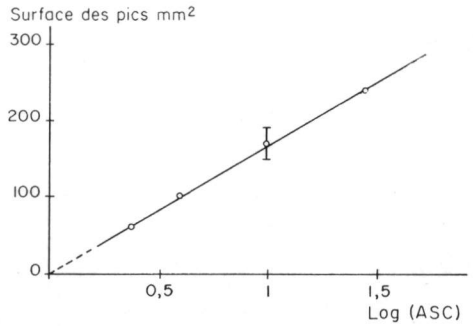



FIG. 1. — *Courbe d'étalonnage de l'acide ascorbique après enregistrement des taches séparées sur couche mince de gel de silice.*

Les études de cinétiques ont été opérées à la température de 27 $\pm$ 1 °C, quelques propriétés thermodynamiques de l'ASC dans les milieux nutritifs ayant été étudiées précédemment dans ces conditions (Bounias et Bonnot, 1976).

Les vitesses initiales de réactions sont définies par la tangente à l'origine de chaque courbe, et les paramètres cinétiques sont enfin déterminés mathématiquement au moyen des droites de régression appliquées aux diverses relations, après transformation adéquate des systèmes de coordonnées.

## Résultats

Les solutions mères à préparer pour la confection de milieux d'élevage sont relativement concentrées : 0,15 M d'acide ascorbique. Dans ces conditions, aucune perte de pouvoir réducteur n'a pu être obtenue par simple barbottage à l'air, sous agitation magnétique, même à température élevée : par ébullition à reflux une « caramélisation » est obtenue au bout de 8 à 10 h, avant que 50 p. 100 de l'ASC ait été oxydé.

### I. — *Influence de la concentration en ASC sur sa vitesse d'oxydation catalytique par les ions* $Cu^{++}$

Le catalyseur employé est $CuSO_4$, 5 $H_2O$ $10^{-2}$ M et le pH de la solution est maintenu à 5 par adjonction d'acétate de sodium.

La figure 2 montre les cinétiques de perte d'activité réductrice obtenues à partir de concentrations initiales en ASC s'étendant de $2{,}10^{-3}$ M à $2{,}8 . 10^{-2}$ M.

Les vitesses initiales d'oxydation exprimées en mM oxydées par mn sont inversement proportionnelles à la concentration en vitamine C selon l'équation :

$$Vi = 11{,}02\ (ASC)^{-1} + 0{,}18 \qquad (1)$$

($N = 5$ couples de mesures ; corrélation $\rho = + 0{,}998$).

La représentation de $L_N$ Vi en fonction de $L_N$ C, cas général d'une cinétique d'ordre n ($V = KC^n$) est linéaire et peut s'écrire :

$$L_N\ Vi = -\ 0{,}95\ L_N(ASC) + 2{,}41 \qquad (2)$$

($N = 5$ couples de mesures ; corrélation $\rho = - 0{,}993$).

Ceci induit à penser qu'il se produit une auto-protection de l'acide ascorbique contre sa propre oxydation catalytique, et que ce mécanisme obéit à une cinétique d'ordre 1 dont l'équation pourrait alors s'écrire : $L_N\ Vi \simeq - L_N(ASC) + 2{,}41$.

$$\text{Or } 2{,}41 = L_N(11{,}1) \text{ : soit } L_N\ Vi = L_N(11{,}1).(ASC)^{-1}$$

ce qui nous ramène exactement à l'équation (1).

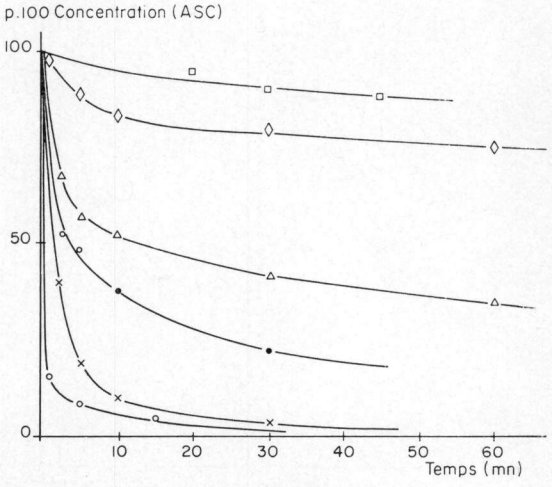



FIG. 2. — *Cinétiques de perte d'activité réductrice de la vitamine C en fonction de sa concentration, en présence de $Cu^{++}$ $10^{-2}$ M.*

○ : 2 mM ; × : 5 mM ; ● : 7,5 mM ;
△ : 10 mM ; ◊ : 20 mM ; □ : 285 mM.

Il se confirme ainsi que les solutions mères (148 mM) ne peuvent être oxydées par voie catalytique, les cinétiques étant alors beaucoup trop lentes.

Nous avons donc décidé d'utiliser l'eau oxygénée, dont la concentration peut être déterminée avec précision et dont l'excès éventuel s'élimine rapidement par simple décomposition au cours de l'agitation mécanique. Cependant, l'action de ce peroxyde est généralement considérée comme brutale et nous avons donc recherché les conditions dans lesquelles il permet de réaliser effectivement une oxydation ménagée de l'ASC en DHASC.

## II. — *Etude des paramètres d'oxydation de la vitamine C en présence d'eau oxygénée*

### A. — *Influence du* pH.

Nous avons recherché en premier lieu l'influence du pH sur la vitesse d'oxydation de la vitamine C : l'ajustement de pH 2,3 à pH 5, 1 est réalisé grâce à l'apport d'acétate de sodium. (Le carbonate pourrait être également utilisé à cet effet, la présence de ces deux types de molécules devant présenter une toxicité minimale, dans les milieux nutritifs).

a) *Neutralisation de l'acide ascorbique par l'acétate de sodium.*

L'acétate réagit selon la courbe indiquée sur la figure 3 ; les solutions utilisées contiennent 71 mM d'acide ascorbique dans l'eau distillée. Les concentrations en acétate s'étendent de 0 à 0,55 M et le pH évolue de 2,5 à 5,20 dans ces conditions.

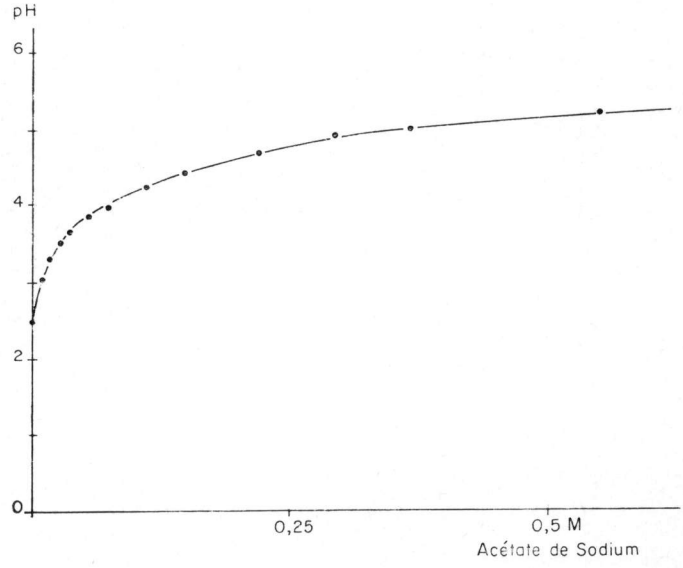



FIG. 3. — *Courbe de neutralisation de l'acide ascorbique à 2,5 p. 100 par l'acétate de sodium.*

La concentration d'acétate à ajouter devient excessive au-delà du pH 5,2 qui a donc constitué la limite de l'étude.

b) *Cinétiques d'oxydation de la vitamine C à différents* pH.

La figure 4 montre les modifications des cinétiques d'oxydation de l'acide ASC à différentes valeurs de pH comprises entre pH 2,5 et pH 5,1. Les solutions d'ASC titrent 71 mM initialement. Au temps zéro, l'eau oxygénée est introduite sous agitation magnétique à la concentration finale de 30 mM soit 1 ml à 110 volumes pour 20 ml de solution.

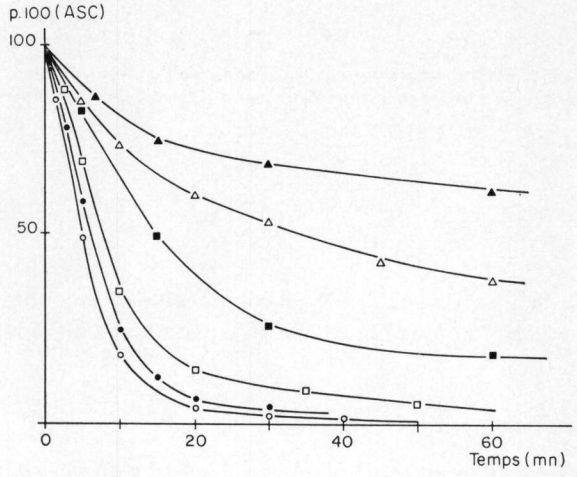



FIG. 4. — *Cinétiques d'oxydation de la vitamine C à divers pH.*

○ : pH 5,1 ; ● : pH 4,2 ;
□ : pH 3,8 ; ■ : pH 3,4 ;
△ : pH 3,1 ; ▲ : pH 2,4.

Les vitesses initiales d'oxydation croissent exponentiellement avec le pH et la figure 5 montre que l'accélération du phénomène est très importante à partir des pH 3 à 4. Par analyse chromatographique il apparaît que la quantité d'acide déhydro-ascorbique obtenue est maximale à pH 3,4 car aux pH supérieurs la dégradation se poursuit rapidement (tabl. 3).

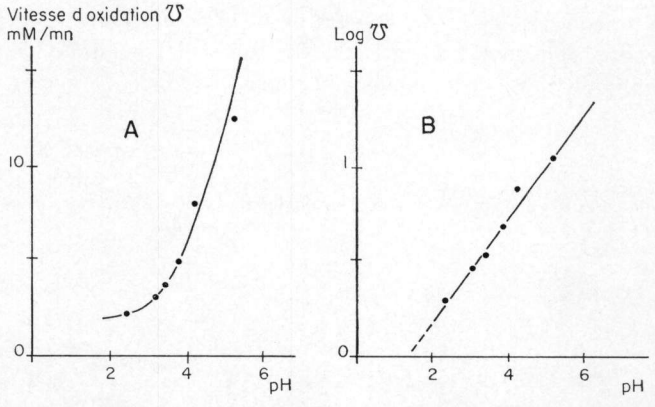



FIG. 5. — *Influence du PH sur la vitesse d'oxydation de l'acide ascorbique par l'eau oxygénée : expression en coordonnées normales (A) et semi-logarithmiques (B).*

L'équation de la droite obtenue en coordonnées semi-logarithmiques s'écrit :

$$L_N\ Vi = 0{,}66\ pH - 0{,}45 \qquad (3)$$

($N = 12$ couples de mesures ; corrélation $\rho = + 0{,}978$).

TABLEAU 3

*Rendements d'acide déhydroascorbique obtenus à partir de l'acide ascorbique, par oxydation à différents* pH (expression du rapport [DHASC/ASC] initiale)

| pH ..... | 2,5 | 3,4 | 3,8 | 4,2 |
|---|---|---|---|---|
| Rendements .... | 0,51 | 0,85 | 0,30 | 0,34 |

Le rendement optimum de 85 p. 100 est comparable à ceux obtenus par Pecherer (1951) soit de 36 à 88 p. 100 sous l'action de $H_2O_2$ combinée à l'iode et 81 p. 100 sous l'action du chlore.

B. — *Influence des concentrations en réactifs.*

En première hypothèse, la réaction pourrait s'écrire en deux étapes :

$$H_2O_2 \rightleftharpoons H_2O + 1/2\ O_2 \qquad (I)$$

$$(ASC) + 1/2\ O_2 \rightleftharpoons DHASC + H_2O \qquad (II)$$

ce qui se résume par l'équation globale suivante :

$$n_1(ASC) + n_2(H_2O_2) \rightleftharpoons n_1(DHASC) + 2\ n_2(H_2O) \qquad (III)$$

avec $n_1$ et $n_2$ théoriquement égaux à 1.

La vitesse de réaction s'écrit :

$$V = K(ASC)^{n_1}.(H_2O_2)^{n_2}$$

ce qui nous a amené à calculer les valeurs de $n_1$ et $n_2$ en opérant successivement à concentration croissante en ASC et en $H_2O_2$. Pour une vitesse initiale : $Vi = KC^{n_0}$, n est déterminé graphiquement par la pente de la courbe : $\log_N Vi = n \log_N C_0 + \log_N K$.

TABLEAU 4

*Vitesses initiales absolues et relatives de dégradation de l'acide ascorbique par oxydation, en fonction de sa concentration initiale*

| $C_0$ (mM) | 28,4 | 35,5 | 71 | 142 | 213 | 284 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Vitesses absolues Vi mM/mn ..... | 0,945 | 1,34 | 2,35 | 4,61 | 8,69 | 12,9 |
| Vitesses relatives $C/C_0$ p. 100/mn . | 3,33 | 3,77 | 3,31 | 3,25 | 4,08 | 4,54 |

a) *Influence de la concentration en ASC.*

Les cinétiques obtenues à pH 3,5 avec différentes concentrations initiales en ASC, et constamment 400 mM d'eau oxygénée, sont présentées sur la figure 6.

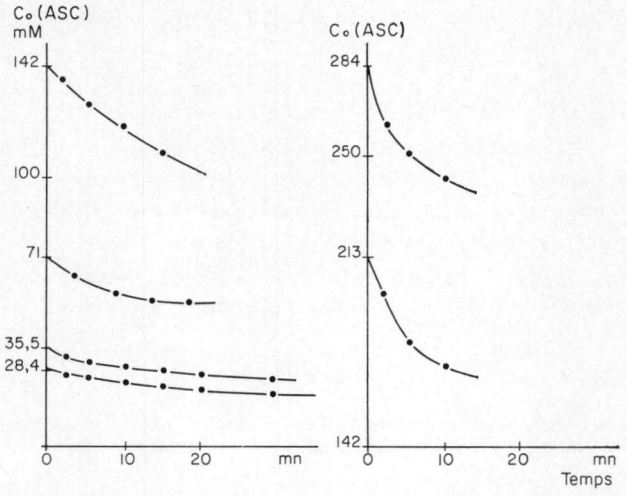



FIG. 6. — *Cinétiques d'oxydation obtenues avec différentes concentrations initiales en ASC.*

La vitesse initiale d'oxydation Vi, déterminée par la tangente à l'origine de chaque courbe, croît en fonction de la concentration initiale en acide ascorbique ($C_0$) lorsque celle-ci est exprimée en valeur absolue (mM). Cependant, en exprimant la proportion relative $C/C_0$ en fonction du temps, les tangentes à l'origine acquièrent la même pente dans tous les cas (C est la concentration d'ASC résiduelle à chaque instant.)

L'expression en coordonnées bi-logarithmiques de la vitesse initiale absolue Vi en fonction de $C_0$ est une droite (fig. 8) dont l'équation s'écrit :

$$L_N\ Vi = 1{,}09\ \ L_N\ C_0 - 3{,}74 \qquad (4)$$

($N = 8$ couples de mesures ; corrélation : $\rho = 0{,}977$).

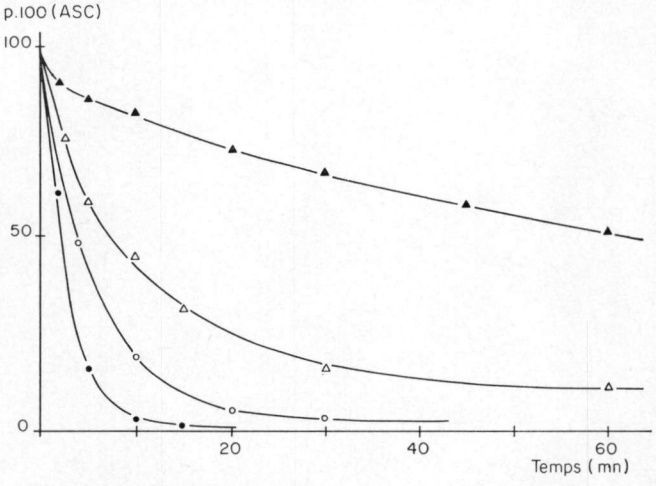



FIG. 7. — *Cinétiques d'oxydation de la vitamine C avec diverses concentrations en $H_2O_2$.*
● : 52,5 mM ; ○ : 30 mM ; △ : 15 mM ; ▲ : 6 mM.

L'ordre partiel de la réaction relatif à l'ASC est donc effectivement très voisin de l'unité.

b) *Influence de la concentration en* $H_2O_2$.

L'expérience est réalisée avec une concentration en vitamine C de 0,142 M, soit la concentration requise pour la préparation des milieux d'élevage. La figure 7 présente les cinétiques de disparition de l'ASC du milieu réactionnel obtenues à pH 5,2 avec quatre concentrations différentes d'eau oxygénée.

Les vitesses initiales d'oxydation (exprimées en mM oxydées par mn) obtenues pour chaque concentration d'$H_2O_2$ sont indiquées dans le tableau 5.

TABLEAU 5

*Vitesses initiales d'oxydation* (exprimées en valeurs absolues : mM/mn et relatives : p. 100/mn) *de l'acide ASC en fonction de la concentration en* $H_2O_2$

| $H_2O_2$ | 82 mM | 206 mM | 410 mM | 720 mM |
|---|---|---|---|---|
| Vitesses absolues $\overline{V}$ : mM/mn ..... | 8,71 | 15,12 | 21,83 | 32,37 |
| Vitesses relatives p. 100/mn ..... | 6,14 | 10,65 | 15,40 | 22,8 |

La courbe donnant $\log_N V$ en fonction de $\mathrm{Log}_N H_2O_2$ est une droite (fig. 8) d'équation :

$$L_N Vi = 0{,}60\ L_N(H_2O_2) - 0{,}46 \qquad (5)$$

($N = 8$ couples de mesures ; corrélation $\rho = +\ 0{,}991$).

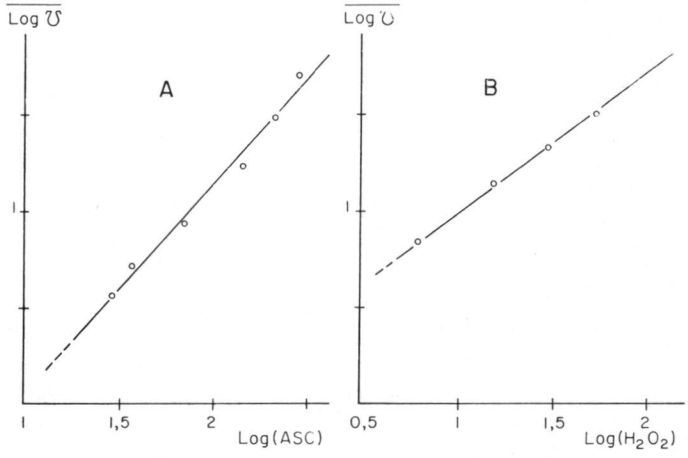



FIG. 8. — *Détermination des ordres de réaction : expression du log de la vitesse d'oxydation V en fonction du log de la concentration en ASC* (fig. 8 A) *et en* $H_2O_2$ (fig. 8 B).

III. — *Analyse chromatographique des produits d'oxydation*

Les étapes successives de la transformation de l'acide ASC en acide DHASC, puis la dégradation de l'acide DHASC lui-même ont été suivies par chromatographie en couche mince.

A. — *Caractérisation de l'acide DHASC.*

La figure 9 montre les enregistrements densitométriques réalisés à partir du dépôt sur plaques de gel de silice de prises d'essais réalisées au cours de l'oxydation, dans les conditions précédentes (ASC : 142 mM et $H_2O_2$ : 400 mM ; pH 5,2). Les quantités déposées correspondent à 10 µg d'ASC au temps zéro.

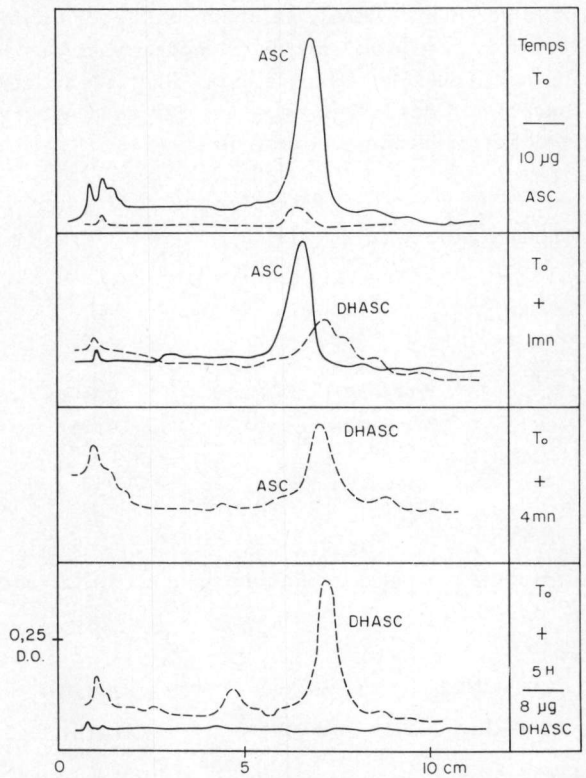



FIG. 9. — *Analyse simultanée des acides ASC et DHASC par chromatographie en couche mince au cours de l'oxydation de l'acide ASC par l'eau oxygénée.*

ASC : ——
DHASC : ------

Comme l'avait déjà mentionné Pecherer (1951), la solution oxydée prend une coloration jaune verdâtre, caractéristique des groupements chromophores de types dicétones tels qu'en contient la molécule d'acide DHASC. Une réduction ultérieure du produit au moyen du di-mercapto-2-3-propanol (B.A.L.) selon la technique de Bourgeois et Mainguy a permis de régénérer 45 p. 100 de la quantité initiale d'ASC. La faiblesse relative de ce rendement doit être attribuée à deux causes principales : d'une part la qualité du B.A.L. utilisé, insoluble en formant seulement une émulsion instable

dans l'eau et d'autre part, la poursuite, au cours du temps, de la dégradation de l'acide DHASC après oxydation de l'acide ASC par $H_2O_2$.

B. — *Caractérisation des produits de dégradation de l'acide déhydroascorbique.*

Des travaux déjà anciens ont montré que l'oxydation de l'acide ASC aboutit *in vitro* à la formation d'acide oxalique et d'acide thréonique (Herbert *et al.*, 1933) alors que Hellman et Burns (1958), obtenaient également de l'acide oxalique, mais *in vivo*, chez l'homme.

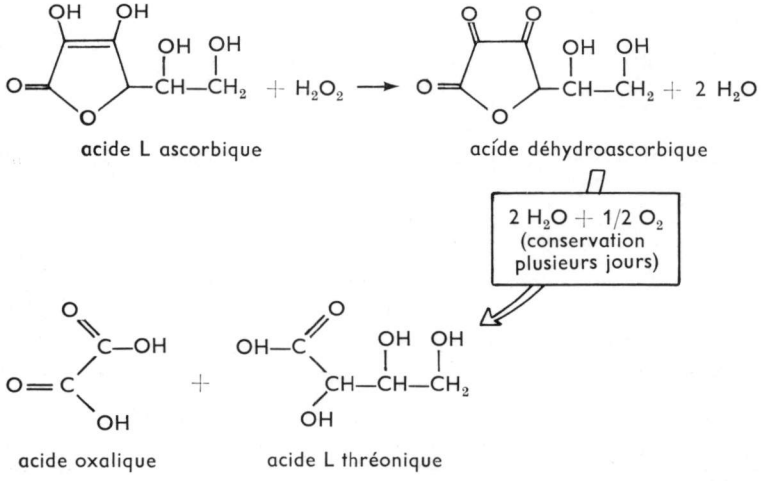
Les solutions d'acide DHASC obtenues par oxydation de l'acide ASC au moyen de $H_2O_2$ s'éclaircissent en quelques jours lorsqu'elles sont conservées à 4 °C. Au bout d'une semaine environ, l'analyse chromatographique permet de mettre en évidence une disparition partielle de l'acide DHASC au profit de l'apparition de deux acides organiques (P1 et P2) révélés avec le pourpre de bromocrésol. La comparaison de ces deux produits avec les substances de référence, dans différents systèmes de solvants (cf. tabl. 1), et la superposition des taches inconnues aux étalons ont permis d'identifier l'acide oxalique et l'acide thréonique (tabl. 6).

TABLEAU 6

*Identification des produits de dégradation de l'acide DHASC par chromatographie sur couche mince de gel de silice*

| Solvants | Composés | | Rf |
|---|---|---|---|
| $S_2$ | Acide oxalique | : .... | 0,16 |
| | Produit (P1) | : .... | 0,16 |
| $S_3$ | Acide oxalique | : .... | 0,025 |
| | Produit (P1) | : .... | 0,024 |
| $S_2$ | Acide thréonique | : .... | 0,23 |
| | Produit (P2) | : .... | 0,24 |

L'ensemble des résultats permet donc finalement d'écrire la réaction complète de la façon suivante :



## Discussion et conclusion

Ce travail a débuté sur l'observation que les solutions relativement concentrées (0,14 M) d'acide ascorbique ne s'oxydent pratiquement pas spontanément, et que la vitesse d'oxydation catalytique décroît de manière exponentielle en fonction des concentrations initiales croissantes en acide ascorbique.

L'eau oxygénée a permis d'obtenir une oxydation ménagée (mais suffisamment rapide) de la vitamine C en acide déhydroascorbique. L'étude de l'influence des concentrations en réactifs montre que l'ordre partiel de la réaction est égal à 1 vis-à-vis de l'acide ASC et inférieur à 1 vis-à-vis de $H_2O_2$ : il semble que $H_2O_2$ joue également un rôle activateur permettant une oxydation partielle spontanée à partir de l'oxygène ambiant. Ce mécanisme semble donc différer par ailleurs de celui de l'oxydation de l'acide ascorbique par l'ion $O_2^-$, dont Nishikimi (1975) a montré qu'il est du deuxième ordre à pH 7,4.

La vitesse de réaction augmente avec le pH mais le rendement est optimum à pH 3,5. Dans ce cas, les solutions d'acide DHASC obtenues et placées aussitôt au froid (de 0 à 4 °C) peuvent être conservées plusieurs jours. Dans les autres cas, l'oxydation de l'acide DHASC se poursuit spontanément jusqu'à la formation de l'acide thréonique et de l'acide oxalique, ce dernier résultant aussi de l'oxydation de la vitamine C par des tissus vivants. Cette technique simple a effectivement permis la préparation de milieux contenant de l'acide DHASC à la place de l'acide ASC et la comparaison des effets biochimiques de ces deux facteurs chez certains insectes (Bounias, 1974).

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Kinetics parameters of ascorbic-acid oxidation by hydrogen peroxide* in vitro

Researches on insects'nutrition involved the study of a simple method for the preparation of dehydroascorbic acid from concentrated solutions (0,15 M) of ascorbic acid used in nutritive media.

Either spontaneous or catalytic oxidation are ineffective on concentrated solutions. However, a quantitative oxidation was rendered possible by use of hydrogen peroxide. The determination of the quantitative parameters showed that the oxidation-rate depends on the concentrations of the reagents and on the pH of the medium in the acid pH range ; this reaction is very near of the monomolecular type.

The best conditions for quantitative production of dehydroascorbic acid have been determined, and the degradation products obtained after a further oxidation have been identified to oxalic and threonic acid.

## Références bibliographiques

BOUNIAS M., 1969. Une micro-méthode d'analyse quantitative par chromatographie en couche mince des sucres, amino-acides, pigments et cofacteurs éthérosolubles de plants d'*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Chimie Analytique*, **51,** 76-82.

BOUNIAS M., 1975. Effets biochimiques de l'acide ascorbique et de l'acide déhydroascorbique sur les larves de *Laspereysia pomonella* en élevage sur milieu artificiel aseptique. Rapport semestriel du Laboratoire de biochimie (1975), 8-11.

BOUNIAS M., BONNOT G., 1976. Dégradation oxydative de l'acide ascorbique dans les milieux d'alimentation artificielle de lépidoptères phytophages. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8,** 481-492.

BOURGEOIS C., MAINGUY P., 1973. Stabilisation de la vitamine C par le dimercaptopropanol préalablement à sa détermination. *Analusis*, **2,** 556-561.

CHIPPENDALE G.-M., BECK S.-D., 1964. Nutrition of the European corn Borer *Ostrinia nubilalis* (Hübn.). V. Ascorbic acid as the corn leaf factor. *Entomol. Exp. appl.*, **7,** 241-248.

CHIPPENDALE G.-M., 1975. Ascorbic acid : an essential nutrient for a plant-feeding insect, *Diatraea grandiosella*. *J. Nutrit.*, **105,** 499-507.

CURDA D., KYZLINK V., 1971. Influence of temperature and oxygen access on the oxydative destruction of L-ascorbic acid. *Nahrung*, **15,** 165-176.

DADD R. H., KRIEGER D. L., MITTLER T. E., 1967. Studies on the artificial feeding of the Aphid *Myzus persicae* (Suler). IV. — Requirements for water-soluble vitamins and ascorbic acid. *J. Insect Physiol.*, **13,** 249-272.

DEKKER A. O., DICKINSON R. G., 1940. Oxidation of Ascorbic acid by oxygen with cupric ion as catalyst. *J. Am. chem. Soc.*, **62,** 2165-2171.

GENTY-AIME N., 1961. Contribution à l'étude de l'oxydation de l'acide ascorbique par l'oxygène moléculaire en présence de bleu de méthylène. *Thèse*, Fac. des Sc. Nancy, 108 p.

GUPTA S. D., CHAUDHURI C. R., CHATTERJEE I. B., 1972. Incapability of L-ascorbic acid synthesis by insects. *Arch. Biochem. Biophys.*, **152,** 889-890.

HELLMAN L., BURNS J. J., 1958. Metabolism of L-ascorbic acid-1-$^{14}$C in Man. *J. Biol. Chem.*, **230,** 923-930.

HERBERT R. W., HIRST E. L., PERCIVAL E. G. V., REYNOLDS R. J., SMITH F., 1933. The constitution of ascorbic acid. *J. Chem. Soc.*, 1270-1290.

HORNIG D., WEBER F., WISS O., 1971. Effect of vitamin C on the free amino acid content in plasma of the guinea pig. *Int. J. Vitam. Nutr. Res.*, **41,** 86-89.

LEVINSON H. Z., NAVON A., 1969. Ascorbic acid and unsaturated fatty acids in the nutrition of the Egyptian cotton leafworm, *Prodenia litura*. *J. Insect Physiol.*, **15,** 591-595.

NISHIKIMI M., 1975. Oxidation of ascorbic acid with superoxide anion generated by the xanthine-xanthine oxidase system. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **63,** 463-468.

OKAMURA M., 1972. Uptake of L-ascorbic acid and D-isoascorbic acid by mammalian erythrocytes. *Vitamins*, **46,** 137-142.

PECHERER B., 1951. The preparation of Dehydro-L-ascorbic acid and its methanol complex. Some reactions of Dehydro-L-ascorbic acid. *J. Am. Chem. Soc.*, **73,** 3827-3830.

PIERRE L. L., 1962. Synthesis of ascorbic acid by the normal fat-body of the cockroach, *Leucophaea maderae* (F.) and by its symbionts *Nature*, Lond., **193,** 904-905.

ROE J. H., 1961. Apparaisal of methods for the determination of L-ascorbic acid. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **92,** 277-283.

SCHUMMER H., 1940. Die autoxydation der 1-ascorbinsäure. *Biochem. Z.*, **304,** 1-17.

SJOSTRAND S. E., 1970. Pharmacological properties of dehydroascorbic acid and ascorbic acid. Effects on the central and peripheral nervous systems in experimental animals. *Acta Physiol. Scand.*, suppl. **356,** 79 p.

SZENT-GYORGYI A., 1928. CLXXIII. Observations on the function of peroxydase systems and the chemistry of the adrenal cortex. Description of a new carbohydrate derivative. *Biochem. J.*, **22,** 1387-1409.

VANDERZANT E. S., RICHARDSON C. D., 1963. Ascorbic acid in the nutrition of plant-feeding insects. *Science*, **140,** 989-991.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 303-314.

# Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'homoptères inféodés aux agrumes (1)
# I.3. — Simulation de la croissance foliaire des éléments de la frondaison du bigaradier (*Citrus aurantium*) (2)

J. C. ONILLON, J. ONILLON, E. FRANCO et F. RODOLPHE *

*Station de Zoologie et de lutte biologique, I. N. R. A., 06602 Antibes*

** Laboratoire de Biométrie,*
*Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A., 78350 Jouy en Josas*

## Résumé

Dans l'optique de la modélisation de la dynamique d'une triple association végétal-phytophage-entomophage et de l'établissement d'un équilibre biologique entre un ravageur (*Aleurothrixus floccosus*) et son parasite introduit (*Cales noacki*), la simulation de la croissance du végétal, élément de régulation des ressources disponibles pour le ravageur est étudiée à différents niveaux de la frondaison de la plante-hôte.

La formule générale de l'estimation de la croissance d'une feuille à un instant t, à partir de deux sondages est du type :

$$S(t) = S_\infty \left[ 1 - \beta \exp \left( - \gamma \left( t + \alpha \sum_{j=0}^{j=n} \theta_j \right) \right) \right]^\delta$$

où les variables à introduire sont : $S_\infty$ = aire maximale de l'élément de la frondaison considéré, mesurée lors du second sondage, t et $\Sigma\,\theta$ respectivement le nombre de jours et la somme des températures observées depuis le premier sondage ; la valeur de $\beta$ dépend de la mesure effectuée lors du premier sondage.

Les estimations des paramètres restent stables et l'ajustement avec les données expérimentales est excellent.

La simulation de la croissance foliaire d'une poussée de sève peut être obtenue permettant de calculer l'évolution de la surface contaminable pour le ravageur.

## Introduction

Tout être vivant, phytophage ou entomophage évoluant dans un biosystème, voit son extension freinée ou favorisée par la résultante d'interactions entre les diverses composantes du milieu dont les facteurs d'origine climatique et trophique sont sans conteste les plus importants. Si les premiers ont été largement étudiés dans la mesure

(1) Communication présentée au Congrès de l'OEPP sur l'établissement de modèles dans le cadre de la protection des plantes.

(2) Cette étude a bénéficié d'une aide financière de la D. G. R. S. T. sous la forme d'un contrat Modélisation n° 7570763.

où les différents paramètres intervenant dans les processus évolutifs normaux de l'insecte peuvent être, dans l'ensemble, facilement reliés à des caractères climatiques aisément mesurables, les facteurs d'origine trophique au contraire ont été davantage négligés, notamment sur le plan de la quantification et de l'évolution de la disponibilité en ressources offertes, au ravageur, par la plante-hôte.

Cela tient vraisemblablement au fait que les études et travaux sur la physiologie de la croissance ont été principalement axés sur les éléments de la production végétale intéressant, au premier chef, la nutrition humaine ou animale, délaissant ainsi l'étude des processus de croissance des autres constituants de la plante entière et plus particulièrement les divers paramètres constitutifs du feuillage ou de la frondaison, supports biologiques des fonctions vitales de très nombreux ravageurs.

Or, lorsque l'on considère l'évolution naturelle d'un phytophage replacé dans son milieu naturel et plus précisément d'un homoptère suceur à haut potentiel de multiplication comme peuvent l'être aleurodes, cochenilles, psylles ou pucerons, l'élément déterminant qui intervient dans le devenir de la population, après l'action primaire des facteurs climatiques, se trouve être la disponibilité en nourriture. Très rapidement la limitation de ce facteur peut induire des phénomènes d'autorégulation du ravageur imputables à une mortalité dépendante de la densité. D'autre part dans toute étude de populations animales basée sur une estimation dans le temps des densités numériques par unité de surface pour les feuilles, de longueur pour les rameaux, l'étalon de référence, en l'occurrence le $dm^2$ de surface foliaire ou le mètre linéaire de rameau, reste stable dans le temps alors que les ressources disponibles sont en constante progression pendant tout ou partie des premières générations contaminantes du ravageur. Cette situation se rencontre couramment pour les Homoptères inféodés aux agrumes du fait du type de croissance discontinue de la frondaison et des processus de renouvellement du stock foliaire.

L'introduction récente (Onillon, 1969) d'un phytophage d'origine exogène et spécifique des Agrumes, *Aleurothrixus floccosus* Mask, dont le principal facteur de régulation des populations est la limitation en surface foliaire disponible, et le degré exceptionnel du contrôle biologique réalisé par l'acclimatation de *Cales noacki* How (Onillon, 1973 ; 1975) autorisent une tentative de modélisation de l'évolution de l'association végétal-ravageur-auxiliaire dans les étapes précédant et suivant l'introduction de l'agent de régulation.

L'objet de cette étude est la simulation de la croissance de la frondaison du bigaradier (*Citrus aurantium*), donc de l'évolution de la surface foliaire disponible pour le ravageur pendant la croissance de la première poussée de sève, période pendant laquelle se réalise la première génération du phytophage.

## Obtention des données expérimentales

### 1. — *Caractéristiques du matériel végétal utilisé*

Les feuilles utilisées pour ce travail et l'étude de la dynamique des populations d'*A. floccosus* proviennent de bigaradiers (*Citrus aurantium* L.) poussant dans un verger situé à St-Laurent-du-Var (Alpes-Maritimes) sous des pratiques culturales nor-

males. Tous les arbres sont des bigaradiers bouquetiers de la variété *Bigaradier de Grasse* dont les caractéristiques phénologiques ont été précisées par Chapot (1964*a* et *b*). Ces orangers amers, cultivés pour la fleur ont 60 ans de plantation et leur vigueur est normale.

### 2. — *Surface moyenne d'une feuille au niveau du verger*

L'évolution dans le temps de la surface moyenne d'une feuille au niveau du verger a été obtenue par l'échantillonnage hebdomadaire de deux cent cinquante-six feuilles à raison de huit feuilles par arbre sur trente-deux arbres, réalisé de 1969 à 1976 pour suivre l'évolution des densités numériques du ravageur. Les feuilles ont été prélevées dès que la longueur du limbe atteignait 1cm de longueur. La surface foliaire a ensuite été calculée à partir de la formule précédemment établie (Onillon *et al.*, 1971).

### 3. — *Surface moyenne d'une feuille de rang n*

Parallèlement ont été tirés au sort et marqués, dès le débourrement, une quarantaine de rameaux portant de une à quatorze feuilles. Pour chacune d'entre elles, dès que les dimensions du limbe (1,5 à 2 cm de longueur et 1 cm de large) le permettaient, ont été réalisées deux fois par semaine l'obtention du contour foliaire par impression aux ultra-violets d'un papier sensible, méthode précédemment décrite (Onillon *et al.*, 1971) et le calcul de la surface permettant de valider la formule établie pour des feuilles de Citrus en cours de croissance.

### 4. — *Données climatiques*

Nécessaires à l'estimation de l'évolution de la surface foliaire dans le temps, elles ont été collectées à partir d'un poste météorologique situé au centre du verger de référence et fréquemment étalonné. Les données obtenues ont été vérifiées avec les enregistrements réalisés par le Centre de Météorologie de l'Aéroport de Nice situé non loin.

## Méthodes

Les travaux ont porté sur la recherche d'un modèle qui puisse permettre, à partir d'un nombre réduit d'informations dans le temps, essentiellement données hebdomadaires portant sur la surface d'un nombre assez grand de feuilles, de décrire la croissance de la surface moyenne d'une feuille de bigaradier au niveau du verger, élément permettant la conversion des observations relatives aux densités numériques d'*A. floccosus* en effectifs. Cette description permettait en outre la simplification du protocole de mesures nécessaire à la connaissance de la croissance moyenne d'une feuille. Ultérieurement enfin, la représentation choisie du phénomène de croissance foliaire était susceptible d'être utilisée pour comparer différentes courbes de croissance ou pour analyser la croissance de la frondaison selon ses différents éléments constitutifs.

### 1. — *Choix du modèle*

Les données expérimentales montrent que le phénomène étudié possède une allure régulière. Le choix s'est porté sur la *logistique généralisée* (Bhattacharya, 1966). Cette famille de fonctions est l'ensemble des solutions des équations différentielles du type

$$\frac{dS}{dt} = aS^m - bS \qquad (1)$$

(a, b étant positif et $m > 1$), pour les raisons suivantes :

- C'est un ensemble qui fournit au moyen de quatre paramètres (*) un choix assez large de formes possibles de courbes ayant les propriétés suivantes : positives, croissantes, bornées et continues, propriétés essentielles, à cette échelle, de la croissance de la surface foliaire ;
- On peut donner une interprétation biologique de l'équation différentielle où la croissance est fondée sur l'opposition de processus anaboliques et cataboliques : l'organisme croît quand la construction dépasse la destruction, et devient stationnaire quand les deux processus s'équilibrent. Les paramètres des équations ne sont plus de simples éléments mathématiques, mais des réalités physiologiques (von Bertalanfy, 1973) ;

TABLEAU 1

*Evolution de la température moyenne hebdomadaire. Croissance de la surface foliaire moyenne* ($S_m$) *et écart-type de la moyenne* ($s_{\bar{x}}$)

| 1969 | | | | 1972 | | | | 1974 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dates | $\theta_m$ hebd. | $S_m$ (cm²) | $s_{\bar{x}}$ | Dates | $\theta_m$ hebd. | $S_m$ (cm²) | $s_{\bar{x}}$ | Dates | $\theta_m$ hebd. | $S_m$ (cm²) | $s_{\bar{x}}$ |
| | | | | | | | | 10/4 | 12°23 | 1,95 | 0,078 2 |
| | | | | 19/4 | 13°63 | 2,74 | 0,121 6 | 17/4 | 11°70 | 3,89 | 0,164 5 |
| | | | | 26/4 | 12°83 | 5,13 | 0,185 2 | 24/4 | 10°86 | 5,99 | 0,200 0 |
| | | | | 3/5 | 15°10 | 8,00 | 0,302 4 | 1/5 | 10°40 | 7,45 | 0,243 5 |
| 7/5 | 14°98 | 2,71 | 0,324 8 | 9/5 | 16°18 | 11,03 | 0,323 5 | 8/5 | 10°93 | 10,68 | 0,304 9 |
| 14/5 | 14°83 | 5,14 | 0,307 2 | 16/5 | 13°76 | 14,44 | 0,432 4 | 15/5 | 13°36 | 13,83 | 0,408 7 |
| 21/5 | 16°88 | 8,28 | 0,511 8 | 24/5 | 14°90 | 15,30 | 0,442 6 | 22/5 | 17°16 | 17,37 | 0,478 2 |
| 28/5 | 17°15 | 10,81 | 0,680 2 | 31/5 | 18°37 | 15,44 | 0,469 6 | 29/5 | 15°92 | 17,31 | 0,524 2 |
| 4/6 | 17°5 | 11,39 | 0,598 9 | 7/6 | 19°10 | 15,62 | 0,433 9 | | | | |
| 11/6 | 15°9 | 11,27 | 0,503 9 | | | | | | | | |

(*) Aux trois paramètres du modèle s'ajoute la constante d'intégration.

• Ces fonctions sont connues explicitement, c'est-à-dire que le calcul en est rapide ce qui constitue un avantage non négligeable dans la phase d'identification et dans tout calcul ultérieur.

Dans les conditions naturelles où cette étude a été réalisée, la variable extérieure la plus importante est de loin la température. L'influence de celle-ci pouvait d'ailleurs être mise en relation, de façon assez nette, avec les irrégularités constatées dans l'accroissement de la surface calculée sur les données d'échantillonnage telles qu'elles figurent sur le tableau 1. Cette constatation a conduit à introduire la température comme facteur d'accélération de la croissance, ce qui interdit la prise en compte d'effets de retard ou de compensation qui n'ont pas paru importants.

Il a donc fallu trouver une fonction de la température, $h(\theta)$, qui puisse bien reproduire son action sur la vitesse de croissance dans l'expression

$$\frac{dS}{dt} = (aS^m - bS).h(\theta(t)). \qquad (2)$$

L'on s'est donc en fait limité à une fonction affine de la température. Cette représentation a paru satisfaisante, tout en étant suffisamment simple pour ne pas poser de problèmes insurmontables dans l'estimation des divers paramètres. Ce choix correspond en fait à définir une unité de temps en « degré-jour ».

Le paramétrage c'est-à-dire la correspondance entre les paramètres algébriques de l'équation (1) et les paramètres physiquement interprétables de ces fonctions a été choisi de façon à permettre une interprétation cinématique évidente et une relative indépendance des paramètres (Ross, 1970), soit après intégration :

$$S(t) = S_\infty \left[1 - \left(1 - \left(\frac{S_0}{S_\infty}\right)^{1-m}\right) \exp\left(-v.m^{\frac{m}{m-1}}.\left(t + \alpha \int_0^t (\theta_{(t)} - 15)\, du\right)\right)\right]^{\frac{1}{1-m}} \qquad (3)$$

avec :

$S(t)$ = aire atteinte au temps t ;
$S_\infty$ = valeur finale de l'aire ;
$S_0/S_\infty$ = valeur relative de l'aire au temps zéro ;
$v$ = vitesse relative maximale de croissance pour une température corrigée à 15 °C ;
$\alpha$ = accroissement relatif de la vitesse de croissance pour une augmentation de la température de 1 °C ;
$m$ = paramètre de forme ;
$t$ = temps en jours ;
$\theta(t)$ = température en degrés Celsius.

La hauteur relative du point d'inflexion est égale à $m^{\frac{1}{1-m}}$. Le choix de 15°C comme origine de l'échelle des températures n'a d'autre rôle que de faciliter l'estimation du paramètre $\alpha$. L'origine des temps est arbitraire, ce qui implique que le paramètre $S_0/S_\infty$ n'a pas de valeur intrinsèque. D'autre part en posant

$$\left(1 - \left(\frac{S_0}{S_\infty}\right)^{1-m}\right) = \beta \; ; \quad (v.m^{\frac{m}{m-1}}) = \gamma \quad \text{et} \quad \frac{1}{1-m} = \delta$$

on obtient la formule réduite de l'estimation de la croissance d'une feuille

$$S(t) = S_\infty \left[1 - \beta \exp\left(-\gamma\left(t + \alpha \sum_{j=0}^{j=n} \theta_j\right)\right)\right]^\delta \qquad (4)$$

où $\theta_j$ est la température moyenne du jour j.

### 2. — *La méthode d'estimation*

Soit f(t) la fonction qui présente exactement l'évolution temporelle de l'aire moyenne des feuilles du verger, on peut alors poser :

$$Y_i(t_k) = f(t_k) + E_i(t_k) \qquad (5)$$

où $Y_i(t_k)$ est l'aire de la i-ième feuille mesurée à l'instant $t_k$. Le plan d'échantillonnage assure l'équidistribution des résidus $E_i(t_k)$ à $t_k$ fixé et l'indépendance de tous les résidus $E_i(t_k)$. A chaque instant $t_k$, un grand nombre de feuilles est mesuré. On considérera que la moyenne $Y(t_k)$ est distribuée normalement, d'espérance $f(t_k)$ et de variance $\sigma^2(t_k)$ estimée sur l'échantillon avec une grande précision.

Ces propriétés conduisent à une méthode d'ajustement non linéaire par moindres carrés pondérés par les inverses des estimations de la variance $\sigma^2(t_k)$ aux différents instants. L'algorithme utilisé est celui de Marquardt (Roux et Tomassone, 1974).

## Résultats et discussion

Le modèle a été ajusté aux données expérimentales pour les quatre étapes suivantes :

— séparément pour chaque année (a),
— en commun sur les années pendant lesquelles le ravageur pullulait (b),
— en commun sur les années pendant lesquelles le ravageur était régulé (c),
— en commun sur toutes les années (d).

Le premier ajustement, chaque année prise individuellement, n'a d'intérêt que pour donner une idée de la précision que l'on peut atteindre, le nombre d'instants d'observations étant trop faible chaque année pour autoriser une bonne estimation des cinq paramètres.

Les trois ajustements suivants, réalisés en commun sur plusieurs années, ont été réalisés dans le but de tester un effet éventuel dû à la présence massive du ravageur et un effet « année ». Le paramètre $S_0/S_\infty$ n'ayant pas de valeur intrinsèque et les échelles de temps d'une année sur l'autre n'étant pas reliées, on a donc conservé une valeur spécifique à ce paramètre chaque année.

Les effets que l'on désirait tester étaient donc intéressants à étudier sur les paramètres $S_\infty$, v, $\alpha$ et m. Il était évident, au vu des résultats obtenus pour l'ajustement individuel de chaque année et des données initiales, que le paramètre $S_\infty$ variait considérablement d'une année à l'autre sans que le mécanisme en soit connu. On lui a donc conservé une valeur spécifique chaque année en ne faisant porter l'étude que sur les trois autres paramètres qui caractérisent *la forme de la croissance* et non son intensité.

L'ajustement a été effectué séquentiellement sur les deux groupes de paramètres, d'une part les paramètres de forme communs v, $\alpha$, m, d'autre part les paramètres d'intensité $S_\infty$ et le « calage dans le temps » $S_0/S_\infty$ spécifiques. Les résultats relatifs aux estimations sont résumés dans le tableau 2.

TABLEAU 2

*Estimation des paramètres de la fonction*

| Années | Paramètres de la fonction v | $\alpha$ | m | h | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1968 | 0,038 77 | 0,034 07 | 1,524 | 0,45 | | |
| 1969 | 0,044 77 | 0,000 018 17 | 5,462 | 0,68 | | |
| 1970 | 0,031 64 | 0,000 304 6 | 4,435 | 0,65 | | |
| 1971 | 0,052 99 | 0,053 28 | 2,727 | 0,56 | | |
| 1972 | 0,034 06 | 0,000 064 33 | 3,995 | 0,63 | | |
| 1973 | 0,026 70 | 0,335 6 | 4,436 0 | 0,65 | | |
| 1974 | 0,044 08 | 0,115 9 | 2,687 | 0,56 | (D) | |
| | *0,038 64* | *0,026 75* | 1,627 | | v | $\alpha$ |
| 1968 → 1971 | 0,042 24 | 0,042 60 | 2,536 | 0,56 | $\alpha$ - 0,236 0 | |
| | *0,045 84* | *0,058 44* | 3,445 | | m - 0,724 7 | 0,264 3 |
| | *0,030 20* | *0,033 71* | 2,695 | | | |
| 1972 → 1974 | 0,034 30 | 0,051 31 | 3,682 | 0,61 | 0,039 0 | |
| | *0.038 41* | *0,068 92* | 4,668 | | - 0,873 5 | 0,293 5 |
| | *0,032 74* | *0,041 22* | 2,419 | | | |
| 1968 → 1974 | 0,036 85 | 0,055 76 | 3,239 | 0,59 | - 0,174 5 | |
| | *0,040 96* | *0,070 30* | 4,359 | | - 0,890 5 | 0,352 1 |

A droite D : Coefficients de corrélation des estimations des paramètres.

Pour les ajustements portant sur plusieurs années simultanées (de 1968 à 1971, 1971 à 1974, 1968 à 1974) les estimations des paramètres v, $\alpha$ et m sont encadrées par les bornes de l'intervalle de confiance à 95 p. 100 calculé sous hypothèse linéaire ; celles-ci n'ont qu'une valeur indicative surtout dans le cas du paramètre m qui intervient de façon très éloignée de la linéarité (Beale, 1960). Des variations de la valeur de ce paramètre ont d'ailleurs une influence d'autant moins sensible sur la forme de la courbe que cette valeur est élevée : on peut pour s'en assurer comparer les valeurs de h qui est la hauteur relative du point d'inflexion, fonction de m uniquement.

Les corrélations (D) entre les estimateurs des paramètres v et m, calculées également sous hypothèse linéaire, sont assez élevées et indiquent une liaison forte : les fluctuations vraisemblables de ces paramètres autour des meilleures valeurs sont donc liées. Cette liaison est due au paramétrage. On a vu en effet que pour m assez grand la forme de la courbe est très peu sensible aux variations de ce paramètre et comme v figure dans le produit $v\, m^{m/m-1}$ qui pour m assez grand est peu différent de vm on a ici la raison de cette liaison.

Il n'existe malheureusement pas de tests pour comparer des régressions non linéaires. Par analogie avec le cas linéaire on peut cependant constituer une table d'analyse de variance qui n'aura qu'une valeur indicative puisque l'on est ici éloigné de la linéarité.

*Table d'analyse de variance sur les ajustements*

| | Ajustements | N° d'ordre | Somme des carrés résiduelle | d. d. l. | Carré moyen |
|---|---|---|---|---|---|
| a | 1968 à 1971 | (1) | 3,48 | 10 | 0,348 |
| a | 1972 à 1974 | (2) | 49,75 | 13 | 3,83 |
| a | 1968 à 1974 | (3) | 53,23 | 23 | 2,31 |
| b | 1968 à 1971 | (4) | 83,54 | 19 | 4,39 |
| c | 1972 à 1974 | (5) | 143,97 | 19 | 7,57 |
| b + c | 1968 à 1974 | (6) | 227,51 | 38 | 5,99 |
| d | 1968 à 1974 | (7) | 364,45 | 41 | 8,88 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Effet année en présence d'aleurodes ..... | $\frac{(4)-(1)}{(1)}$ | $\frac{10}{19-10}$ | « F »$_{9,10}$ = 25,57 |
| Effet année en l'absence d'aleurode ..... | $\frac{(5)-(2)}{(2)}$ | $\frac{13}{19-13}$ | « F »$_{6,13}$ = 4,10 |
| Effet année ..... | $\frac{(6)-(3)}{(3)}$ | $\frac{23}{38-23}$ | « F »$_{15,23}$ = 5,03 |
| Effet présence absence d'aleurodes ..... | $\frac{(7)-(6)}{(6)}$ | $\frac{38}{41-38}$ | « F »$_{3,38}$ = 7,62 |

Les graphiques de la figure 1 représentent les ajustements et les données expérimentales, éléments relatifs à trois des sept années étudiées, et les ajustements correspondant au modèle général c'est-à-dire les paramètres v, $\alpha$ et m étant communs à toutes les années.

On remarque d'abord que cette représentation n'est pas parfaite puisque l'estimation de la variance résiduelle (CM) est sensiblement différente de 1 pour tous les ajustements communs à plusieurs années. En effet si le modèle S(t) représentait exactement le phénomène (S(t) = f(t)) on aurait alors

$$VR = E\,\frac{1}{\hat{\sigma}^2_{(t_k)}}\,[Y(t_k) - f(t_k)]^2 \simeq 1.$$

Le défaut d'ajustement peut se mesurer par la quantité VR — 1 (estimation de l'écart quadratique moyen du modèle S(t) à la vraie valeur f(t) sur la période considérée). Il est assez faible en valeur absolue puisqu'il est du même ordre de grandeur que la variance de la moyenne qui est petite. Ce défaut peut être dû en partie à un léger biais réalisé dans l'échantillonnage. En effet, lors des premiers prélèvements, n'ont pu être échantillonnées que les feuilles les plus précoces présentant une certaine surface, les feuilles les plus tardives n'étant présentes que sous la forme d'une très fine lamelle de limbe. Il y a donc un léger biais introduit par surestimation de l'aire en tout début

de la période d'étude. Cela peut expliquer que les résidus soient en règle générale positifs pour la première mesure et négatifs pour la suivante ; cette observation mise à part, l'étude des résidus ne montre aucune anomalie.

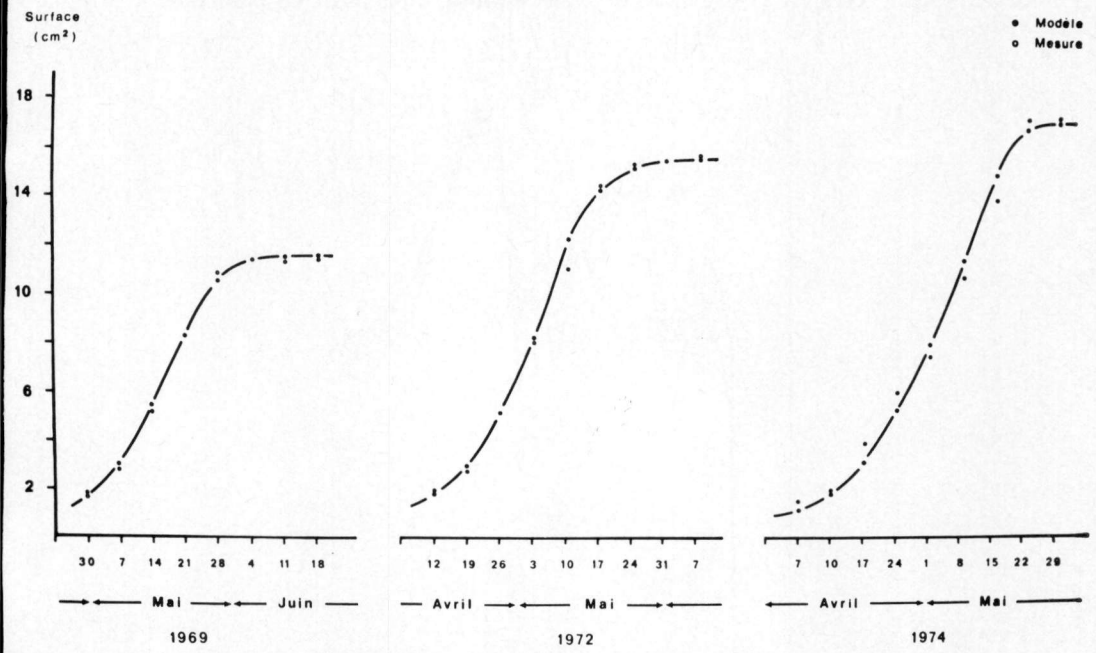



FIG. 1. — *Simulation de la croissance de la surface foliaire d'une feuille de bigaradier pour la première poussée de sève.*

Il est vraisemblable qu'un effet « présence abondante/absence » du ravageur ainsi qu'un effet « année » existent sur la forme de la croissance foliaire. Ces effets sont cependant faibles même s'ils sont significatifs. Il est plus vraisemblable que l'intensité de la croissance foliaire soit directement liée au nombre de feuilles élaborées pour chaque poussée de sève et qu'un certain équilibre s'établisse dans le temps, au niveau de chaque arbre, entre les diverses poussées de sève annuelles caractéristiques du renouvellement du stock foliaire.

L'ajustement général ayant été jugé suffisamment bon pour servir à la reconstitution de la croissance foliaire avec seulement deux échantillons espacés dans le temps (l'un en cours de croissance pour estimer $S_0$, l'autre en fin de croissance pour estimer $S_\infty$) et la séquence des températures enregistrées durant la croissance, on a utilisé des données relatives au nombre de feuilles élaborées en moyenne par arbre, pour chacune des poussées de sève pour connaître l'évolution de la surface contaminable offerte par la plante-hôte aux stades embryonnaire et larvaires de la première génération du ravageur.

Les densités numériques des œufs et des larves par $dm^2$ de surface foliaire étant connues avec une bonne précision au cours de l'évolution du complexe *Citrus-A. floccosus-C. noacki* pendant six années consécutives d'une part et la surface foliaire finale pour cinq bigaradiers, poussée de sève par poussée de sève, ayant été calculée

d'autre part (Onillon, travaux en cours), on a pu reconstituer à chaque instant t de l'échantillonnage la surface disponible, donc connaître l'effectif total de la population du ravageur pour un stade déterminé. La figure 2 montre l'évolution temporelle des effectifs d'œufs sur la première poussée de sève d'un des cinq bigaradiers pris au hasard.

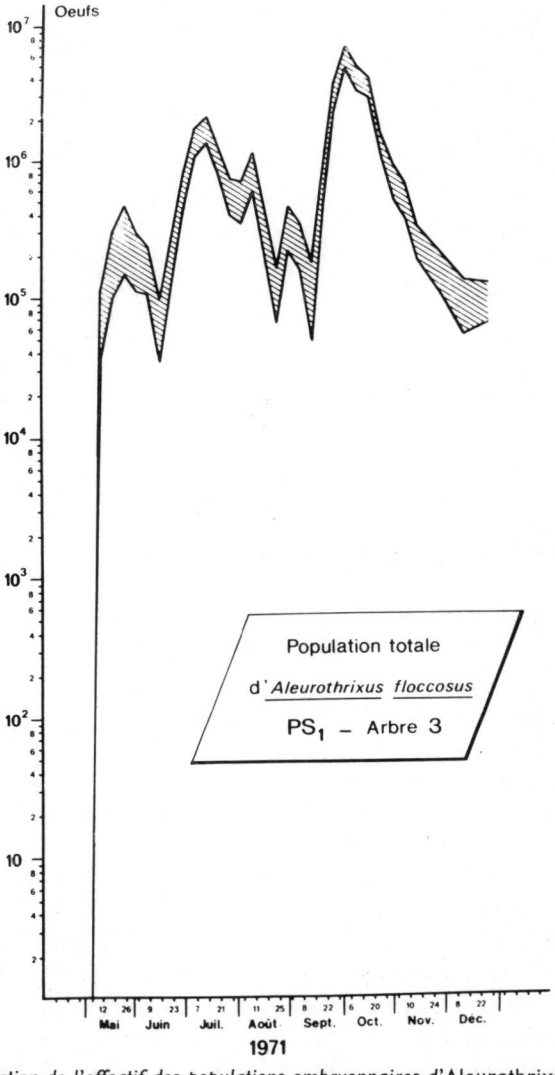



FIG. 2. — *Estimation de l'effectif des populations embryonnaires d'*Aleurothrixus floccosus *sur la totalité de la frondaison offerte par la première poussée de sève.*

## Conclusions

Cette étude a permis d'aborder l'évolution temporelle de la superficie moyenne d'une feuille au niveau du verger et d'en établir la formule générale, à partir d'un nombre limité de paramètres et de mesures réduites, facilement réalisables sur le

terrain. Les estimations des paramètres restent stables et l'ajustement avec les données expérimentales est excellent autorisant la reconstitution *a posteriori* du phénomène étudié.

L'établissement de cette formule autorise l'approche de l'évolution temporelle de la superficie d'un ensemble de feuilles porté par un rameau, préalable à l'évolution des ressources disponibles offertes par la plante-hôte lors de la croissance des populations d'un ravageur inféodé à une strate végétale en cours de croissance. Il autorise au travers de l'effectif global de la population d'*A. floccosus*, la quantification des transferts de la population imaginale lorsque les ressources disponibles (surface foliaire contaminable) se raréfient, la compréhension définitive et la modélisation des processus de dispersion originale de l'auxiliaire précédemment mise en évidence (Onillon J. C. et Onillon J., 1972).

*Reçu pour publication en mars* 1978.

## Summary

*Contribution to the study of the population dynamics of* Citrus Homoptera.
I. 3. — *Simulation of the vegetal growth of the foliage elements of* Citrus aurantium.

In view of the modelisation, of a vegetal-phytophagous-entomophagous threefold association and of the establishment of a biological equilibrium between a pest-insect (*A. flocc.*) and its introduced parasite (*C. noacki*), the simulation of the vegetal growth, regulation factor for the ressources usable by the pest, is studied at different levels of the host-plant foliage.

The general formula for the growth estimation of a foliage element, wich requires two samples, is of the type :

$$S(t) = S_\infty \left[1 - \beta \exp\left(-\gamma\left(t + \alpha \sum_{j=0}^{j=n} \theta_j\right)\right)\right]$$

where the variables to be introduced are : $S_\infty$ : upper limit of the considered element area, wich is measured during the second sample, t and $\Sigma\theta$ respectively the number of days and the sum of the observed daily mean-temperatures since the instant of the first sample ; the value of $\beta$ depends on the measures made during the first sample.

The parameter estimations remain stable and the ajustement to experimental data is excellent.

One may simulate the growth of a « leave set » which gives the evolution of the surface usable by the pest.

## Resumen

*Contribución al estudo de la dinámica de poblaciones de los Homopteros parasitos de los agrios.*
I. 3. — *Simulación del crecimiento de los elementos de la frondosidad de* Citrus Aurantium

Con el objectivo de modelizar la dinámica de una triple asociacion vegetal-fitófago-entomófago asi como el establecimiento del equilibrio biológico entre un insecto perjudicial (*A. flocc.*) y su parasito introducido (*C. noacki*), se esti dia la simulación del crecimuento del vegetal, elemento de regulación de los recursos disponibles por la plaga, en los distintos niveles de la frondosidad de la planta-huesped.

La fórmula general de estimacion del crecimiento de un elemento de la frondosidad, con ayuda de dos muestras, es del tipo :

$$S(t) = S_\infty \left[1 - \beta \exp\left(-\gamma\left(t + \alpha \sum_{j=0}^{j=n} \theta_j\right)\right)\right]^{\delta}$$

donde las variables que hay que introducir son : $S_\infty$ area maxima del elemento considerado, medida durante el secundo muestreo, t y $\Sigma\theta$ ; el valor de $\beta$ depende de la medida hecha durante el primer muestreo respectivamente el número de dias y la suma de temperaturas medias diarias desde el primer muestreo.

Las estimaciones de los parametros quedan estables y la conformidad con los datos experimentales es excelente.

La simulación del crecimiento foliar de una « erupción de savia » puede obtenerse, permitiendo asi el cálculo de la evolución de la superficie contaminable por la plaga.

## Références bibliographiques

BEALE E. M. L., 1960. Confidence regions in non linear estimation. *J. R. Statist. Soc. B*, **22,** 1, 41-88.

BERTALANFY L. von, 1973. *Théorie générale des Systèmes*. Dunod, Paris.

BHATTACHARYA C. G., 1966. Fitting a class of growth curves. *Sankhya B*, **28,** 1, 1-10.

CHAPOT H., 1964*a*. Les bigaradiers bouquetiers, première partie. *Al Awamia*, **10,** 55-95.

CHAPOT H., 1964*b*. Les bigaradiers bouquetiers, deuxième partie. *Al Awamia*, **12,** 17-49.

ONILLON J. C., 1969. A propos de la présence en France d'une nouvelle espèce d'Aleurode nuisible aux *Citrus*, *Aleurothrixus floccosus* Mask. (Homopt. *Aleurodidae*). *C. R. Acad. Agr. Fr.*, **55**, 13, 937-941.

ONILLON J. C., ONILLON J., TOMASSONE R., 1971. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Homoptères inféodés aux agrumes. I. Estimation de la surface d'une feuille en fonction de ses deux plus grandes dimensions. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **3,** 2, 183-193.

ONILLON J. C., 1973. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Homoptères inféodés aux agrumes. V. 2. Possibilités de régulation des populations d'*A. floccosus* Mask. (Homopt., *Aleurodidae*) sur agrumes par *Cales noacki* How. (Hymenopt., *Aphelinidae*). *O. E. P. P./E. P. P. O.*, **3,** 1, 17-26.

ONILLON J., ONILLON J. C., 1974. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Homoptères inféodés aux agrumes. III. 2. Modalités de la dispersion de *Cales noacki* How. (Hymenopt., *Aphelinidae*), parasite d'*Aleurothrixus floccosus* Mask (Homopt., *Aleurodidae*). *Bull. O. I. L. B./S. R. O. P.*, 1974/3, 51-66.

ONILLON J. C., 1975. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Homoptères inféodés aux agrumes. V. 3. Evolution des populations d'*A. floccosus* Mask (Homopt., *Aleurodidae*) pendant les trois années suivant l'introduction de *Cales noacki* How. (Hymenopt., *Aphelinidae*). *Fruits*, **30,** 4, 237-245.

ROSS G. J. S., 1970. The efficient use of function minimisation in non linear maximum likelihood estimation. *Appl. Statist.*, **3,** 205-221.

ROUX C., TOMASSONE R., 1974. Ajustements non linéaires. *Documents internes du laboratoire de Biométrie du C. N. R. Z.*, 73/20 et 74/04.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 315-316.

# Chronique des livres

TURIN (H.), HAECK (J.), HENGEVELD (R.). — *Atlas of the carabid beetles of the Netherlands*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam 1977, 228 p.

Dans cet Atlas on trouve pour la première fois, la liste des espèces de Coléoptères vivant en Hollande. Cinquante et un mille données environ ont été utilisées. Les unes sont tirées de la littérature, les autres de collections privées ou provenant de Muséums. Des cartes ont été établies pour les trois cent soixante-treize espèces de Carabidae. Elles indiquent leur répartition géographique aux Pays-Bas et en Europe et fournissent des renseignements sur la forme des ailes, la périodicité saisonnière des larves et des adultes. Les données couvrent la période allant de 1900 à 1974. Des caches transparents donnent pour les aires étudiées les types et l'utilisation des sols et les régions phytogéographiques de la Hollande.

Cet Atlas qui constitue une contribution de la Hollande au programme européen de surveillance et de contrôle des Invertébrés est un instrument précieux pour les études faunistiques et zoogéographiques en Hollande et dans les pays voisins.

BANKI (L.). — *Bioassay of Pesticides in the Laboratory. Research and Quality Control*. Budapest, Akadémiai Kiadó, 1978, 489 p.

En dépit du développement rapide de différentes méthodes de luttes agrotechnique, biologique et autres s'harmonisant dans le concept de lutte intégrée contre les ravageurs, la part du lion restera pour de nombreuses années encore à la lutte chimique par l'utilisation des pesticides. En conséquence, l'évaluation des effets biologiques des nouvelles substances chimiques restera très importante dans le futur, la qualité primordiale d'un pesticide étant son efficacité. Bien que celle-ci ne puisse être déterminée de façon précise que par des études de plein champ, les essais pratiques ne peuvent être effectués qu'après un grand nombre d'investigations menées dans des milieux contrôlés tels la serre ou le laboratoire.

Le but principal de cet ouvrage est de donner une vue d'ensemble des méthodes d'évaluation biologique et biométrique de l'activité des pesticides dans un tel milieu.

Dans une première partie l'auteur rappelle quelques notions générales liées aux pesticides considérés, aux ravageurs, ainsi que les places relatives des différents niveaux d'expérimentation : laboratoire, essais parcellaires et essais dans la pratique.

La seconde partie est consacrée aux principes théoriques de l'évaluation des diverses actions pesticides, en examinant successivement les différents facteurs en présence, objet de l'étude, organisme considéré et système utilisé. Les différents types d'action-réponse et de distribution résultant de ces facteurs sont ensuite présentés et étudiés. Un chapitre intéressant traite des mélanges de matières actives et de leurs effets additifs, synergistes ou antagonistes.

La troisième partie donne quelques exemples d'interprétation statistique des résultats permettant au chercheur non spécialisé en biométrie de comprendre et d'utiliser ces méthodes de calcul.

Un index final permet de retrouver aisément le sujet recherché.

Il est regrettable que cet ouvrage par ailleurs fort intéressant soit traduit du Hongrois de manière peu heureuse, ce qui rend quelquefois difficile la compréhension du texte.

R. D.

AGRIPHOT. — *Répertoire des photos des ennemis et maladies des cultures*. Acta 1978.

Cet ouvrage de 600 pages est destiné à mettre en relation les personnes qui recherchent des photos d'ennemis animaux et végétaux des cultures avec celles qui en possèdent.

L'utilisation en est extrêmement simple. Un exemple nous y aidera. Supposons que l'on recherche des photos du hanneton commun, le classement étant alphabétique, on lira « hanneton commun, voir

*Melolontha melolontha* ». En se reportant à ce nom latin, on a sous les yeux la liste des organismes ou personnes disposant des photos de cet insecte.

Sont précisés la nature de ces photos (par exemple, adulte, larve, ou bien plante fleurie, plantule...), leur nombre et l'indication noir ou couleur. Il suffit ensuite de se référer à la liste des auteurs en fin de répertoire pour disposer des adresses correspondantes.

Sont répertoriés, en plus des mauvaises herbes, bon nombre de plantes, beaucoup de champignons phytopathogènes ou non, presque tous les virus, mycoplasmes et bactéries s'attaquant aux plantes, quelques vers, mollusques, beaucoup d'arthropodes, quelques poissons, oiseaux, mammifères ainsi que les affections non parasitaires.

Prix de vente : 120 F franco l'exemplaire ; Acta, 149, rue de Bercy, 75579 Paris Cedex 12. Joindre, de préférence, le règlement à la commande.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 149-316.

# Contents

P. DELATTRE, J. P. TORREGROSSA. — Seasonal abundance, distribution and population movements of the *Chaetanaphothrips orchidii* (Moulton) (*Thysanoptera Thripidae* in the french Antilles ..... 149

Y. ROBERT, Joëlle ROUZE-JOUAN. — Ecological researches on the aphids *Aulacorthum solani* KLTB, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas and *Myzus persicae* Sulz. in the West of France. I. — A study of flight activity in potato crops from 1967 to 1976 ..... 171

D. MUGNIERY. — Cultural methods control for *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) and *G. pallida* Stone and outlook on integrated control ..... 187

A. BENOIS, P. DU MERLE, J. P. LAFONT, J. P. MARRO. — The Oophagous activity of the myrmecofauna in different environments of the Mount Ventoux (Vaucluse) ..... 205

J. P. AESCHLIMANN. — Heavy infestations of *Sitona humeralis* Stephens (*Col. Curc.*) on lucerne in Southern Morocco ..... 221

N. BOEMARE, F. COUSSERANS, J. R. BONAMI. — Epizootic bacterial disease in *Penaeus japonicus* bate shrimps ..... 227

C. DENIS, B. LE GARFF. — Peculiar organization of the malphighian tubules in two families of *Trichoptera* : the Glossomatidae and the Hydroptilidae ..... 239

S. POITOUT, R. BUES. — The life cycle of the rice stem borer (*Chilo suppressalis* WLK) in the Rhone delta (Camargue). Use of the sex trap ..... 245

A. FRAVAL, F. HERARD, M. JARRY. — Sampling methods to estimate the density of egg-masses of *Lymantria dispar*. L. (Lep. : Lymantriidae) in the Mamora forest (Morocco) ..... 267

J. L. RIVIÈRE, Jocelyne FERNANDEZ. — Drug-metabolism in *Prodenia litura* (Lep., Noctuidae) aldrin expoxidase ..... 281

M. BOUNIAS. — Kinetics parameters of ascorbic-acid oxidation by hydrogen peroxide *in vitro*.. 289

J. C. ONILLON, J. ONILLON, E. FRANCO, F. RODOLPHE. — Contribution to the study of the population dynamics of *Citrus Homoptera*. I.3. — Simulation of the vegetal growth of the foliage elements of *Citrus aurantium* ..... 303

Books reviews ..... 315

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire*, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs. les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français. mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles* : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages* : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part.* Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies* : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

*Envoi du manuscrit* : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

*Correction des épreuves* : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

*Le Directeur de la publication :* M.-L. CAGNAC

---

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 9-1978

---

*Dépôt légal : 3e trimestre 1978. N° d'Impression : 25619*

CPPAP n° 47721

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

## PÉRIODIQUES

| TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1978 | France | Étranger | Le N° |
|---|---|---|---|
| ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an | 287 F | 315 F | 69 F |
| ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an | 287 F | 315 F | 69 F |
| ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an | 254 F | 281 F | 90 F |
| ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an | 254 F | 281 F | 90 F |
| ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an | 254 F | 281 F | 90 F |
| ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an | 223 F | 247 F | 69 F |
| ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an | 223 F | 247 F | 69 F |
| ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an | 254 F | 281 F | 85 F |
| ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an | 254 F | 281 F | 90 F |
| ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1) | 300 F | 330 F | 65 F |
| ANNALES D'HYDROBIOLOGIE (2) | | | |

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à : « Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

(2) *Les Annales d'Hydrobiologie* cessent de paraître à partir de 1978.

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 64 F — Étranger sauf R. F. A. : 75 F
— Le numéro : France : 21 F — Étranger sauf R. F. A. : 27 F

## DERNIERS OUVRAGES PARUS

**Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique,** par **J. Fournet.**
1652 p., 1978 ..... **300,00 F**

**Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie,** par **H. Le Louarn** et **M.-C. Saint-Girons.**
164 p., 1977 ..... **80,00 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative,** par **M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moinereau.**
254 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative,** par **J. Chrétien.**
218 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative,** par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative,** par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative,** par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative,** par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

**Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.**
141 p., 1974 ..... **52,00 F**

**L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.**
266 p., 1974 ..... **35,00 F**

**Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.**
762 p., 1973 ..... **150,00 F**

**Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français,** par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... **150,00 F**

**Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae),** par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... **85,00 F**

**Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté,** par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... **58,85 F**

**Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.**
258 p.,1973 ..... **120,00 F**

**Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS.**
549 p., 1973 ..... **160,50 F**

**Recherches acridiennes à Madagascar.**
262 p., 1972 ..... **80,00 F**

**IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.**
211 p., 1972 ..... **60,00 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

*Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1978, **10** (2) 149-316.

# Table des matières

P. DELATTRE, J. P. TORREGROSSA. — Abondance saisonnière, distribution et déplacement des populations du thrips de la rouille de la banane *Chaetanaphothrips orchidii* (Moulton) (Thysanoptera, Thripidae) aux Antilles françaises ..... 149

Y. ROBERT, Joëlle ROUZÉ-JOUAN. — Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* KLTB, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France. I. Etude de l'activité de vol de 1967 à 1976 en culture de pomme de terre ..... 171

D. MUGNIERY. — Lutte culturale contre les nématodes à kystes de la pomme de terre *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) et *G. pallida* (Stone) et perspectives de lutte intégrée. ..... 187

A. BENOIS, P. DU MERLE, J. P. LAFONT, J. P. MARRO. — L'activité oophage de la myrmécofaune dans différents milieux du Mont Ventoux (Vaucluse) ..... 205

J. P. AESCHLIMANN. — Heavy infestations of *Sitona humeralis* Stephens (Col., Curc.) on Lucerne in Southern Morocco (Pullulation de *Sitona humeralis* Stephens (Col., Curc.) sur luzerne cultivée dans le Sud marocain ..... 221

N. BOEMARE, F. COUSSERANS, J. R. BONAMI. — Epizootie à *Vibrionaceae* dans les élevages de crevettes *Penaeideae* ..... 227

C. DENIS, B. LE GARFF. — Organisation particulière des tubes de Malpighi chez deux familles de Trichoptères : les Glossomatides et les Hydroptilides ..... 239

S. POITOUT, R. BUES. — Le cycle évolutif de la pyrale du riz (*Chilo suppressalis* Walker) dans le delta rhodanien. Utilisation du piégeage sexuel ..... 245

A. FRAVAL, F. HERARD, M. JARRY. — Méthodes d'échantillonnage des populations de pontes de *L. dispar* (Lep. : Lymantriidae) en Mamora (Maroc) ..... 267

J. L. RIVIÈRE, Jocelyne FERNANDEZ. — Le métabolisme de détoxication chez *Prodenia litura* (Lep., Noctuidae) : l'aldrine époxydase ..... 281

M. BOUNIAS. — Paramètres cinétiques d'oxydation de l'acide ascorbique par l'eau oxygénée *in vitro*. Application à la préparation de l'acide déhydroascorbique pour l'étude de la nutrition artificielle de lépidoptères phytophages ..... 289

J. C. ONILLON, J. ONILLON, E. FRANCO, F. RODOLPHE. — Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'homoptères inféodés aux agrumes. 1.3. — Simulation de la croissance foliaire des éléments de la frondaison du bigaradier (*Citrus aurantium*) ..... 303

Chronique des livres ..... 315

*Les Annales de Zoologie-Ecologie animale figurent dans Current Contents.*

I.N. 8-036-016-5